Pr 260 c 1

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

TOME 155

ZOOLOGIE

1993

Thierry DEUVE

L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga

BIBL. DU MUSEUM PARIS

COM

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Directeur de la publication (*Editor-in-chief*) : Jean-Lou JUSTINE
Rédacteurs (*Editors*) : Jean-Marie BETSCH, Philippe BOUCHET, Christian ERARD & Jean-Lou JUSTINE
Secrétariat (*Secretary*) : Bernadette CHARLES
Adresse (*Address*)
Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle
57, rue Cuvier
75005 Paris (France)
Tél. [33] (1) 40 79 34 37

Les Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publient des travaux originaux majeurs (100 pages et plus) dans les domaines suivants : Zoologie (série A), Botanique (série B), Sciences de la Terre (série C). Les auteurs sont invités, pour toutes les questions éditoriales, à prendre contact avec le directeur de la publication. Les manuscrits peuvent être en français ou en anglais.

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle publishes major original contributions (100 pages and over) in three different series : Zoology (série A), Botany (série B) & Earth Sciences (série C). Prospective authors should contact the Editor-in-chief. Manuscripts in French or English will be considered.

Vente en France et DOM-TOM
(uniquement)

Service de Vente
des Éditions du Muséum
57, rue Cuvier
75005 Paris
Tél. : [33] (1) 40 79 37 00
Telex MUSNAHN 202641 F
Fax : [33] (1) 40 79 34 84

Sales Office
(France excluded)

Universal Book Services
Dr. W. BACKHUYS
P.O. Box 321
2300 AH Leiden
The Netherlands
Tel. : [31] (71) 17 02 08
Fax : [31] (71) 17 18 56

Parution et prix irréguliers. Les ordres permanents d'achat et les commandes de volumes séparés sont reçus par le **Service de Vente des Éditions du Muséum** pour la France et les DOM-TOM uniquement, par **Universal Book Services** pour tous les autres pays. Catalogue sur demande. Une liste des derniers titres parus figure en page 3 de couverture.

Volumes are published at irregular intervals, and at irregular prices. Standing orders and orders for single volumes should be directed to the ***Service de Vente des Éditions du Muséum*** *(for France and DOM-TOM only) and to* ***Universal Book Services*** *(for all other countries). Free price list and catalogue available on request. Recently published memoirs are listed on page 3 of the cover.*

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Source : MNHN, Paris

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00125978 6

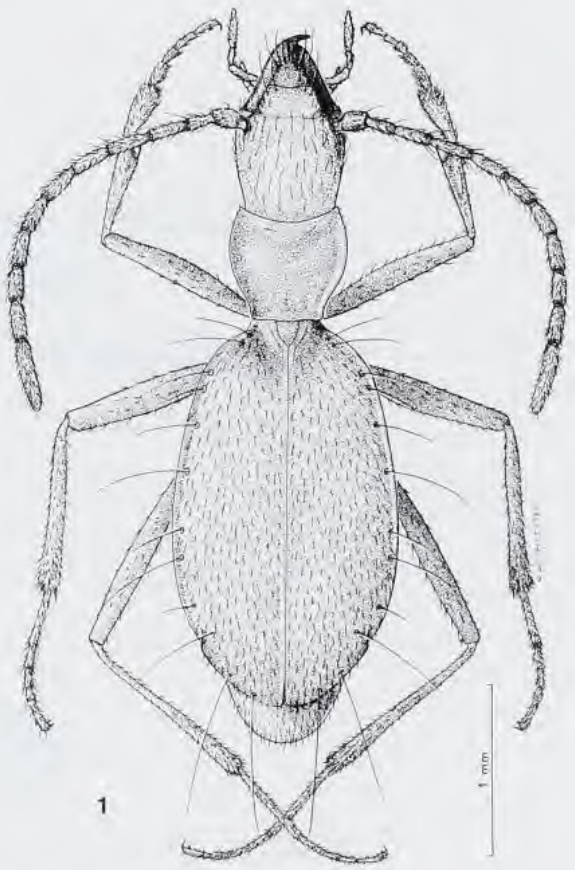
Source : MNHN, Paris

FIG. 1. — *Ozaenaphaenops leclerci* Deuve (Paussidae), espèce cavernicole de Thaïlande, anophtalme et dépigmentée, dont la femelle présente des genitalia néoténiques, à structure très archaïque (voir p. 68).

FIG. 1. — Ozaenaphaenops leclerci *Deuve (Paussidae), a cave-dwelling species from Thailand, eyeless and unpigmented. The female has neotenic genitalia, with a very primitive structure (see p. 68).*

Source : MNHN, Paris

L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga



1

BIBL.DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

ISBN : 2-85653-204-7
ISSN : 1243-4442
© Éditions du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 1993

Source : MNHN, Paris

Pr 26. C1

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

TOME 155
ZOOLOGIE

Thierry DEUVE

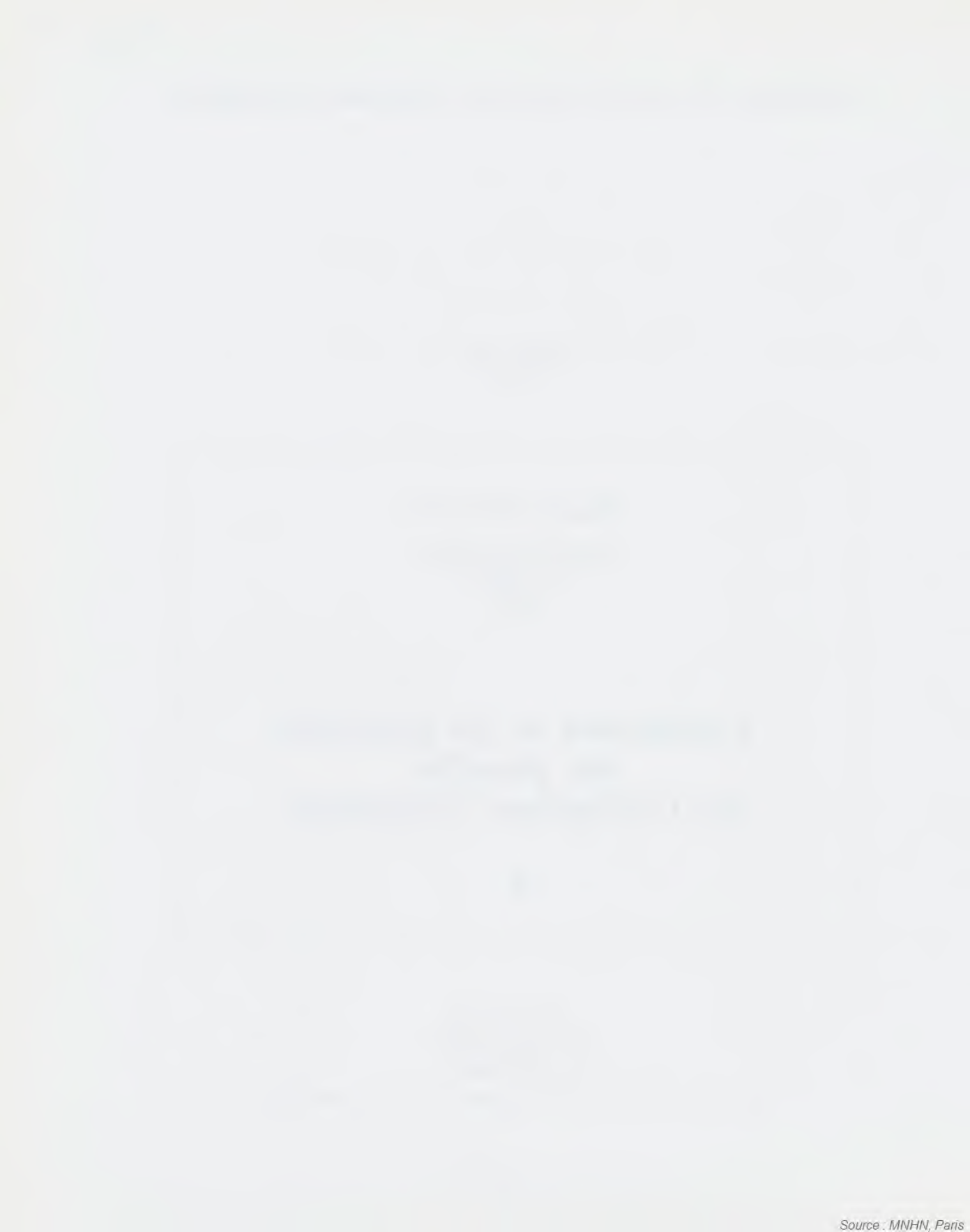
Muséum national d'Histoire naturelle
Laboratoire d'Entomologie
45, rue Buffon
75005 Paris
France

L'abdomen et les genitalia des femelles de Coléoptères Adephaga

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
PARIS

1993

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

SOMMAIRE
CONTENTS

	Pages
Avertissement	10
Warning	10
Résumé	11
Extended abstract	19
Introduction	27
Techniques d'étude	29
Abréviations utilisées	31

MORPHOLOGIE DE L'ABDOMEN DES COLÉOPTÈRES ADEPHAGA

Le préabdomen	34
La face dorsale du préabdomen	35
La face ventrale du préabdomen	36
Le postabdomen et les genitalia femelles	37
La face dorsale du postabdomen	39
Problèmes d'homologies	39
Les différents types abdominaux chez les Adephaga	42
Le type carabidien	42
Le type nébridien	43
Le type harpalidien	44
Autres types	44
La position de l'orifice des glandes de défense	45
La face ventrale du postabdomen	48
Généralités sur les genitalia femelles des Insectes	48
Les voies génitales ectodermiques	48
Les genitalia externes	49
Les genitalia femelles des Coléoptères	51
Généralités sur les voies génitales ectodermiques	51
Les genitalia externes et les « urites génitaux »	53
L'urite IX	54
Les gonopodes	54
Les sclérites ventro-latéraux	56
L'urite VIII	59
Le ventrite VIII	59
Les gonopodes VIII	62
L'urite X	63
La découverte de Coléoptères à genitalia orthotopiques	64
Les Coléoptères Brachinidae du genre *Crepidogaster*	64

Source : MNHN, Paris

Les Coléoptères Paussidae à genitalia atypiques 66
Epitopie atypique 66
Orthotopie véritable 68
Les espèces troglobies du genre *Ozaenaphaenops* 68
Les espèces troglophiles du genre *Eustra* 70
Discussion sur l'interprétation des genitalia à métamérie apparente 71
La morphogenèse des genitalia femelles chez les Insectes Holométaboles 74
Les voies génitales ectodermiques des femelles d'Adephaga 76
Caractères généraux 77
Cas particuliers 79

Le postabdomen des mâles 80
La face dorsale 80
La face ventrale 81
Les ventrites 81
Le ventrite VIII 81
Le ventrite IX 82
Les genitalia mâles externes 83
Généralités 84
Les genitalia mâles des Coléoptères 86
Observations du développement préimaginal 86
La rotation de l'édéage 87
Recherche des homologies 88

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE ET ESQUISSE PHYLOGÉNÉTIQUE

Méthodologie et prémisses phylogénétiques 91
La méthode cladistique 92
Application à la recherche des principaux groupes monophylétiques 92
Monophylie des Hydradephaga 93
Monophylie des Harpalidae 93
Position des Pseudomorphinae 97
Position des Brachinidae 98

Les genitalia femelles dans les différentes familles d'Adephaga 100
Descriptions générales 100
Rhysodidae 100
Gehringiidae 102
Cicindelidae 103
Carabidae 105
Nototylidae 107
Paussidae 108
Brachinidae 115
Amphizoidae 122
Trachypachidae 122
Omophronidae 124
Nebriidae 125
Migadopidae 131
Elaphridae 135
Loriceridae 137
Cicindidae 138

Source : MNHN, Paris

Hiletidae 138
Promecognathidae 140
Scaritidae 141
Apotomidae 144
Siagonidae 145
Melaenidae 146
Psydridae 149
Broscidae 153
Trechidae 156
Remarques phylogénétiques 159

Remerciements 167
Glossaire 161
Références bibliographiques 169
Index systématique 181

Source : MNHN, Paris

AVERTISSEMENT

A quelques différences de détail près, ce travail est la reproduction d'une thèse de doctorat de l'Université de Paris 6, soutenue le 25 novembre 1988 sous le titre : « *Études morphologiques et phylogénétiques sur l'abdomen et les genitalia ectodermiques femelles des Coléoptères Adephaga* ». Cette thèse, déposée à l'Université et reproduite sur microfiches dans sa version originale par l'*Atelier National de Reproduction des Thèses*, a valeur de publication. La plupart des idées ou informations contenues dans ce travail prennent donc date en 1988, d'autant plus que l'auteur a communiqué alors son texte à plusieurs spécialistes, français ou étrangers, qui ont pu en exploiter la substance.

WARNING

With minor differences, this work is reproduced from a doctoral thesis of the University of Paris 6, submitted 25 November 1988 under the title " Morphological and phylogenetic studies on the abdomen and the female ectodermic genitalia of the Coleoptera Adephaga *". This thesis, deposited at the University and reproduced on microfiche in its original version by* " L'Atelier National de Reproduction des Thèses ", *constitutes a publication. For this reason, most of the information and observations contained in the present work date from 1988, further more the author had sent this work to foreign and French specialists, who had the possibility to use the contents for their own papers.*

Source : MNHN, Paris

RÉSUMÉ

DEUVE T., 1993, *L'ABDOMEN ET LES GENITALIA DES FEMELLES DE COLEOPTERES ADEPHAGA. Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **155** : 1-184. Paris ISBN : 2-85653-204-7.
Publié le 26 mars 1993.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Cette étude morphologique et phylogénétique sur l'abdomen des Coléoptères Adephaga a été réalisée à partir des collections du Muséum national d'histoire naturelle de Paris. 254 espèces appartenant à 28 familles ont été disséquées et analysées.

L'abdomen a été traité *in toto* dans la potasse caustique, puis le tégument conservé après coloration. Ce sont donc les seuls moules cuticulaires des tissus ectodermiques (exosquelette et genitalia) qui ont été étudiés.

MORPHOLOGIE DE L'ABDOMEN DES COLÉOPTÈRES ADEPHAGA

Préalable terminologique

L'usage en entomologie a conduit à une *confusion* entre dorsal et tergal d'une part, entre ventral et sternal d'autre part. Chez les Arthropodes, l'emplacement des appendices permet de distinguer un *tergum*, plus dorsal que ceux-ci, et un *sternum*, plus ventral. La plaque ventrale de chaque segment de l'abdomen nommée généralement *sternite* chez l'Insecte, est de nature composite : des éléments eusternaux mais aussi coxaux (appendiculaires) et parfois même latérotergaux la constituent. Comme on le verra, l'élément sternal peut même en être absent. Dans ces conditions, le terme de *ventrite* est préférable pour nommer ce sclérite ventral, plutôt que celui de « sternite » ou de « sternite secondaire » qui prête à confusion.

LE PRÉABDOMEN

Comme chez les Thysanoures, le préabdomen des Insectes Ptérygotes est constitué des segments I à VII. Chez les Coléoptères, chaque segment est simplement constitué d'un médiotergite dorsal flanqué par des marges membraneuses qui portent les stigmates respiratoires; et d'un sclérite ventral, ou ventrite. La face ventrale du préabdomen est de plus affectée par l'emplacement de cavités articulaires dans lesquelles se logent les *coxae* des pattes métathoraciques, et par une différenciation plus ou moins marquée du ventrite VII, qui « porte » le postabdomen.

LE POSTABDOMEN ET LES GENITALIA FEMELLES

Le postabdomen des Coléoptères est rétractile, constitué des segments VIII à X, suivis du telson, plus ou moins télescopés les uns dans les autres. Chez la femelle, le gonopore primaire est situé sur la marge postérieure du segment VII, mais ce sont les segments VIII et IX qui sont différenciés et portent les appendices génitaux (gonopodes). Chez le mâle, le gonopore primaire est situé sur la face ventrale du segment X et ce sont les segments IX et X qui seraient spécialisés et comporteraient des éléments de nature appendiculaire.

La face dorsale du postabdomen

Chez les Adephaga, comme chez tous les Coléoptères, la tendance évolutive conduit à une réduction du postabdomen par régression différentielle des segments les plus postérieurs, corrélativement à une accentuation du télescopage des segments les uns dans les autres. Cette évolution « orthogénétique » et la variabilité qui en résulte n'avaient guère été utilisées dans les études de systématique et de phylogénie. Chez les Adephaga, trois types fondamentaux peuvent pourtant être distingués :

Source : MNHN, Paris

— Le *type carabidien*. Le dernier médiotergite apparent est le IX^e. Ce type s'observe seulement chez les femelles des Carabidae et des Siagonidae.

— Le *type nébridien*. Le dernier médiotergite apparent est le VIII^e, qui n'est nullement télescopé dans le segment VII. Ce type s'observe de façon très caractérisée chez les Rhysodidae, Hydradephaga, Trachypachidae, Omophronidae, Nebriidae, Loriceridae, Elaphridae, Migadopidae, Paussidae, Gehringiidae, Hiletidae, Promecognathidae, et d'une façon moins nette chez les Scaritidae, Apotomidae, Melaenidae et chez certains Psydridae.

— Le *type harpalidien*. Le dernier médiotergite apparent est généralement le VIII^e (parfois le VII^e), mais il est partiellement (ou totalement) télescopé dans le segment VII. Ce type est observable seulement chez les Nototylidae, chez certains Psydridae et chez tous les Broscidae, Trechidae et Harpalidae.

Seuls les Cicindelidae et Brachinidae, familles spécialisées à cet égard, échappent à ces trois types fondamentaux.

En relation avec cette évolution, l'emplacement de l'orifice des glandes défensives de l'abdomen est variable selon les familles. Situées sur la membrane « intersegmentaire » VIII-IX, ces glandes sont généralement associées à l'urite IX si celui-ci est le premier segment mobile, ou à l'urite VIII si ce segment est en partie télescopé et donc capable d'une relative mobilité autonome. Ainsi, chez les « Carabiques inférieurs », les glandes sont liées au bord antérieur de l'urite IX, à quelques exceptions près. Chez les « Carabiques supérieurs », elles sont fixées à la marge postérieure de l'urite VIII. Dans certains cas même, le médiotergite VIII se spécialise et participe plus directement à la fonction défensive par la formation d'*épitergites*, petits sclérites articulés qui permettent une orientation active du jet de sécrétions. Le genre *Amorphomerus* en montre le meilleur exemple.

La face ventrale du postabdomen

La face ventrale du postabdomen des Adephaga femelles est marquée par la présence de l'appareil reproducteur. On y distingue des voies génitales internes et des formations squelettiques externes.

Généralités sur les genitalia femelles des insectes

Les voies génitales ectodermiques

On doit surtout à Heberdey (1931) et à Snodgrass (1933) le suivi du développement préimaginal et l'étude de la morphogenèse des genitalia femelles.

La localisation primitive du gonopore est située sur le segment VII. Cette condition primitive, dite *orthotopique*, s'observe au stade imaginal chez les Thysanoures, les Ephéméroptères, les Dermaptères et certains Orthoptéroïdes.

Chez des insectes plus évolués, on observe une *épitopie* de l'orifice génital : celui-ci est déplacé vers l'arrière, sur les segments VIII ou IX, parfois même en arrière de l'urite IX. Ce déplacement va de pair avec l'élaboration des structures « vaginales ». Ainsi, les voies génitales ectodermiques définitives des Insectes supérieurs seraient-elles de nature trisegmentaire, avec participation des segments VII, VIII et IX.

Les genitalia externes des insectes

En particulier depuis les travaux de Verhoeff et de Heymons à la fin du siècle dernier, les genitalia externes des femelles d'insectes ont fait l'objet de nombreuses études et discussions. A quelques rares exceptions, les auteurs actuels interprètent les terminalia ventraux des segments VIII et IX comme des formations appendiculaires. Snodgrass a donné un schéma classique pour ces structures qui comportent deux paires de « valvifers » et trois paires de « valves ». Chez les Ptérygotes les plus évolués, l'épitopie accentuée du gonopore place celui-ci au niveau ou en arrière de l'urite IX. En corrélation, on observe une régression des gonapophyses tandis que ce sont les « 3^e valves », ou coxostyles, qui « prennent le relai » et font fonction d'ovipositeur atypique. C'est le cas chez les Coléoptères.

Autre fait marquant : chez les Ptérygotes, le rapprochement des quatre gonapophyses, lorsqu'elles existent, autour du plan médian, ainsi que le raccordement des poches génitales pour former un vagin d'origine plurisegmentaire, entraîne une régression ou une invagination des aires sternales VIII et IX. C'est à la suite de confusions que les entomologistes décrivent la présence de sternite VIII et de sternite IX sur la face ventrale de l'abdomen des femelles de Coléoptères.

Les genitalia externes des Coléoptères

Caractères généraux et interprétation

Les travaux de Singh-Pruthi (1924), Heberdey (1931) et Metcalfe (1932) ont montré à partir du développement préimaginal les différentes phases de la morphogenèse des genitalia femelles, avec raccordement effectif des poches génitales. Ces auteurs ne se sont toutefois pas toujours accordés sur le nombre et les positions de ces poches, et n'ont pas étudié les homologies des sclérites constitutifs de l'exosquelette.

Tous les auteurs admettent aussi que le gonopore définitif des femelles de Coléoptères est localisé « au niveau du segment IX » ou « en arrière du segment IX ». Il s'agit là cependant d'une disposition secondaire et il est sans signification de préciser l'appartenance segmentaire de ce gonopore fonctionnel.

Source : MNHN, Paris

Chez les Coléoptères, les gonapophyses sont toujours absentes. Les gonopodes IX (« coxostyles ») ont fonction d'ovipositeur. Les gonopodes VIII sont vestigiaux ou absents, rarement fusionnés pour former une *plaque sous-génitale*.

L'urite IX

La face ventrale de l'urite IX porte les gonopodes IX typiquement triarticulés, composés d'un gonosubcoxite, d'un gonocoxite, et d'un gonostyle. Contrairement aux Polyphaga, le gonostyle n'est jamais franchement apparent chez les Adephaga, sinon sous la forme d'un rudiment qui fait partie de l' « organe sétulé subapical ».

Les sclérites ventro-latéraux sur lesquels sont articulés les gonopodes, ont été interprétés selon les auteurs comme des tergites IX (VERHOEFF, 1918), des valvifères ou des paraproctes (TANNER, 1927), des hémisternites (majorité des auteurs actuels), ou des latérotergites (BILS, 1976, BURMEISTER, 1976). L'étude de la musculature, mais surtout la position de ces sclérites, qui sont dorsaux par rapport aux gonopodes, indiquent une nature latérotergale.

L'urite VIII

Constitué sous la forme d'un arceau ventral, le ventrite VIII est interprété par tous les auteurs comme « sternite » ou comme « coxosternite ». Pourtant, la théorie générale de la morphogenèse des voies génitales femelles stipule un raccordement des poches génitales primaire (située en avant de l'urite VIII) et secondaire (située en arrière de l'urite VIII) et implique donc une altération de l'aire sternale VIII. De plus, la conformation paire du ventrite VIII s'observe aisément. Chez certains Adephaga, les deux hémiventrites constitutifs de l'arceau ventral VIII ne sont pas jointifs mais entrecroisés (quelques Brachinidae) ou même sont écartés l'un de l'autre et relégués en position latérale (quelques Paussidae).

MICKOLEIT (1975), qui a étudié l'urite VIII des femelles de Mécoptères, assimile ces deux hémiventrites à des coxosternites. Il admet la disparition de la partie médiane du sternite, qui participe à l'élaboration des voies génitales internes, et interprète le ventrite VIII comme résultant d'une juxtaposition secondaire des deux marges latérales de la plaque coxosternale initiale. Cette hypothèse n'admet pas la présence de formations latérotergales sur l'urite VIII, alors que le même auteur les reconnaît sur l'urite IX. En outre, le développement des gonopodes VIII chez certains Hydradephaga montre qu'ils sont situés en position ventrale par rapport aux hémiventrites VIII. Ceux-ci sont donc des latérotergites secondairement juxtaposés, sériellement homologues des latérotergites IX du segment suivant.

L'urite X

L'aire ventrale X est toujours présente mais généralement peu sclérifiée chez les Coléoptères Adephaga femelles. Chez certains Brachinidae, le ventrite X est prolongé en avant par un *spiculum genitale*.

La découverte de Coléoptères à genitalia orthotopiques

Parmi la très grande quantité d'espèces que compte l'ordre des Coléoptères, seuls quelques très rares Adephaga montrent des genitalia femelles atypiques. On appelle *orthotopiques* des genitalia dont la localisation reste en concordance avec l'origine segmentaire.

Chez quelques Brachinidae du genre *Crepidogaster*, les latérotergites VIII ventraux ne sont pas jointifs mais entrecroisés. L'orifice génital femelle est ainsi ouvert juste en arrière du ventrite VII, au niveau des aires segmentaires VIII et IX. Il s'agit cependant sans doute d'une disposition secondaire, liée à la spécialisation de l'extrémité abdominale de ces insectes.

L'épitopie (déplacement vers l'arrière) des genitalia femelles est atypique chez de nombreux Paussidae : les latérotergites VIII sont écartés et le vagin n'est pas isolé des formations membraneuses de l'arceau ventral VIII dont il dérive. Mais dans cette même famille a été observée une orthotopie véritable, chez des espèces des genres *Eustra* et *Ozaenaphaenops*. L'oviducte commun est isolé des formations vaginales et débouche par un gonopore primaire situé juste à l'arrière de l'urite VII. Une plaque coxosternale persiste en position médiane entre les deux latérotergites VIII latéraux. Le sternite IX est visible entre les gonopodes IX. Le protovagin est localisé en arrière des aires sternales VIII et IX. Ainsi, ces genitalia ont conservé au stade imaginal leur disposition métamérique initiale.

Ces genitalia à métamérie apparente, d'une exceptionnelle rareté, ont été interprétés comme une néoténie partielle localisée. Il y a eu retard relatif du développement morphogénétique de cet organe et fixation à un stade précoce. Le mode de vie cavernicole des espèces concernées n'est sans doute pas étranger à l'existence de cet état néoténique. Quoi qu'il en soit, ces exemples illustrent dans la réalité le schéma interprétatif théorique de la constitution du postabdomen des femelles de Coléoptères.

Généralisation à l'ensemble des Insectes holométaboles

L'interprétation nouvelle des homologies des sclérites du postabdomen femelle peut être schématisée et généralisée à l'ensemble des Holométaboles. Un passage en revue rapide de la situation des Hyménoptères, des Nevropteroïdes, des Mécoptères, des Lépidoptères et des Diptères, indique que ce schéma peut leur être appliqué, avec disparition des sternites VIII et IX par suite de l'épitopie du gonopore secondaire. Les arceaux ventraux VIII et IX de ces insectes seraient en réalité des formations latérotergales.

Il n'est pas douteux que ce schéma puisse être appliqué dans ses grandes lignes à tous les Insectes Ptérygotes pour comprendre la structure du postabdomen des femelles. L'épitopie du gonopore secondaire pourrait être décrite

Source : MNHN, Paris

dans tous les ordres, à l'exception des plus primitifs, selon un même principe mais avec des variantes dans le détail des modalités.

Les voies génitales ectodermiques des femelles

Les genitalia ectodermiques internes des Coléoptères Adephaga ont fait l'objet de peu d'études. D'origine trisegmentaire, ils résulteraient de la coalescence des trois poches génitales primordiales ou, plus exactement, de la poche oviductaire (segment VII) et du protovagin (segments VIII et IX).

La position ventrale de l'oviducte s'observe chez la quasi-totalité des espèces. Parfois, la présence d'une *ligula basalis* est interprétée comme un vestige de l'oviducte primaire. Chez les Carabidae, Cicindelidae, Migadopidae, peut se différencier une « *apophyse ligulaire* », située sur la *ligula* et reliée par des muscles à l'urite VIII. L' « *apophyse vaginale* » est un repli sclérifié du tégument situé entre la base de l'oviducte et la spermathèque, et reliée par des muscles à l'urite IX. Elle a été observée seulement chez les Paussidae et les Broscidae. Une formation spécialisée nommée « *sclérite helminthoïde* » est présente chez les Hydradephaga, les Trachypachidae, Omophronidae, et Nebriidae, et laisse suspecter des affinités phylogénétiques entre ces groupes.

Il a été distingué une « *glande annexe* », qui débouche directement dans la formation vésiculaire nommée spermathèque, et une « *glande accessoire* », qui en est indépendante et déverse directement ses sécrétions dans le vagin. Cependant, il est remarquable de constater que jamais glande annexe et glande accessoire, lorsque présentes, n'ont été observées simultanément dans des mêmes genitalia de femelles d'Adephaga.

Chez les Nebriidae, un dédoublement partiel du vagin n'est pas sans évoquer les conduits doubles des Hydradephaga.

Chez les Brachinidae, un repli du tégument peut entraîner une invagination du gonopore secondaire et la formation d'une « *peribursa* », qui correspond alors à une fausse *bourse copulatrice*.

Le postabdomen du mâle

L'interprétation des sclérites du postabdomen des femelles de Coléoptères apporte des informations applicables pour partie aux genitalia mâles.

La face dorsale du postabdomen mâle

La face dorsale est peu différente de celle des femelles. On note toutefois la présence d'un médiotergite X, seulement chez les Carabidae *s. str.*, les Cicindelidae et les Siagonidae. La persistance de ce caractère primitif peut être liée à la présence des genitalia mâle qui appartiennent pour la plus grande part à l'urite X. Chez les Siagonidae, le médiotergite X est d'ailleurs entraîné par la rotation de l'édéage.

La face ventrale du postabdomen mâle

Les ventrites

Le ventrite VIII de l'abdomen montre généralement chez le mâle la même morphologie que chez la femelle : il se présente comme la juxtaposition de deux sclérites fusionnés dans le plan sagittal de l'insecte. La question est de savoir si de la même façon ils résultent d'une fusion secondaire des latérotergites. Le meilleur argument en faveur de cette hypothèse est leur disposition non fusionnée, mais « entrecroisée » ou « séparée » dans certains genres comme *Crepidogaster* ou *Loricera*.

Chez certains mâles d'Adephaga comme *Loricera*, l'importance des muscles des genitalia entraîne une élongation de la région costale du ventrite VIII qui se transforme alors en « anneau génital ».

Le ventrite IX des mâles d'Adephaga se présente toujours en « anneau génital », mais le plus souvent asymétrique du fait de la rotation de l'édéage. Dans le genre *Cychrus*, les deux latérotergites constitutifs sont distincts. Dans le cas général cependant (par exemple *Carabus*), seul le latérotergite droit persiste : il avait été interprété par tous les auteurs comme un sternite impair, ce qu'il n'est pas.

L'hypothèse de la nature latérotergale des ventrites VIII et IX de l'abdomen des mâles de Coléoptères, est confortée par l'examen de la musculature.

Les genitalia mâles externes

La nature et les homologies des genitalia mâles des insectes ont fait l'objet d'une littérature abondante. Les hypothèses d'une origine néoformationnelle ou d'une homologie entre les genitalia mâles et femelles ont été abandonnées par la majorité des auteurs. Depuis les observations d'Else (1934) et la synthèse de Dupuis (1950), il est souvent admis que les urites IX et surtout X sont à l'origine des genitalia externes. Snodgrass (1957) en a donné un schéma désormais classique, sans admettre toutefois de façon explicite l'origine appendiculaire de ces structures.

Chez les Coléoptères, les genitalia des mâles ont été souvent décrits dans leur diversité, mais les homologies des pièces sclérifiées demeurent incomprises.

Source : MNHN, Paris

Parmi les Adephaga, la phallobase (structures « *pseudophalliques* ») est visible seulement chez les Carabidae s. str. et les Cicindelidae. Dans l'hypothèse d'une nature latérotergale du ventrite IX, cette phallobase serait constituée par les aires coxales (ou subcoxales) de l'urite IX.

L'interprétation du lobe médian et des paramères (structures « *euphalliques* ») est plus délicate, mais plusieurs arguments indiquent qu'il s'agirait de formations de l'urite X.

Diversite morphologique de l'abdomen et phylogenie

Méthodologie et prémisses phylogénétiques

L'étude de la morphologie de l'abdomen et la mise en évidence de caractères inédits peuvent alimenter les recherches phylogénétiques sur les Coléoptères Adephaga. Le très grand nombre des espèces nécessite toutefois l'application d'une méthode car il n'est pas envisageable d'étudier chacune en particulier. Dans cette optique, l'emploi de certains concepts des techniques cladistiques s'est avéré utile.

L'identification de groupements monophylétiques, au sens strict de Hennig, permet de caractériser ceux-ci par leur plan de base et de les utiliser comme autant de « boîtes noires » dont il n'est plus nécessaire d'étudier la phylogénie intrinsèque. Deux vastes ensembles ont ainsi été reconnus comme monophylétiques, les Hydradephaga (incl. Trachypachidae) d'une part, les Harpalidae d'autre part, de sorte que l'étude détaillée de leurs représentants a pu être exclue de cette étude.

Monophylie des Hydradephaga

La majorité des auteurs actuels s'accordent pour considérer l'ensemble Hydradephaga + Trachypachidae comme monophylétique, connu sous le nom de Glabricornia.

Monophylie des Harpalidae

La monophylie des « Carabiques supérieurs » (Psydridae + Trechidae + Harpalidae) reste à démontrer. En revanche, la monophylie des Harpalidae est étayée par la conjonction des quatre autapomorphies suivantes :

— Abdomen de type harpalidien, avec des apophyses marquées sur le bord antérieur du médiotergite VIII, renforcées chacune par une carène longitudinale.
— Orifices des glandes pygidiales situées contre le médiotergite VIII, voire associés à celui-ci pour former un organe plus spécialisé (épitergite).
— Absence de la soie mandibulaire chez l'imago.
— Edéage du mâle caractéristique : les paramères fortement asymétriques, le droit conchoïde, achète ou quasiment achète.

Cet ensemble monophylétique correspond aux Conchifera de Jeannel, mais avec l'inclusion des Pseudomorphinae. Bien que le taxon Graphipteridae Latreille, 1802, soit antérieur, ce groupe doit prendre le nom de Harpalidae Bonelli, 1810, consacré par un long et universel usage.

Dans la mesure où l'ensemble des Hydradephaga est considéré par tous les auteurs comme monophylétique, et où les Geadephaga Caraboïdes seraient au contraire paraphylétiques (voire polyphylétique), il est incohérent de diviser les premiers en plusieurs bonnes familles tandis que les seconds seraient réunis dans une unique famille des « Carabidae ». Malgré le poids de la classification traditionnelle de Csiki, qui date de 1927-1933, il a paru préférable de choisir une classification plus moderne, qui tienne compte de nos connaissances et de nos interrogations actuelles sur la phylogénie des Adephaga.

Deux cas particuliers ont été étudiés : les Pseudomorphinae et les Brachinidae.

Position des Pseudomorphinae

La position phylogénétique des Pseudomorphinae a de tout temps posé un problème insoluble aux systématiciens. Pourtant, la présence chez tous les représentants de ce groupe des quatre autapomorphies qui définissent les Harpalidae, permet de les inclure sans hésitation dans cette dernière famille.

Position des Brachinidae

La position phylogénétique des Brachinidae fait actuellement l'objet d'une controverse. Soit ils sont classés dans les « Carabiques supérieurs », parmi les Truncatipennes (classification traditionnelle). Soit ils sont considérés comme le groupe-frère des Paussidae, dont ils partagent la spécialisation des glandes défensives abdominales (Eisner *et al.*, 1977; Ball, 1979; Erwin & Sims, 1984).

Le fait est que les représentants de ce groupe ne possèdent *aucune* des quatre autapomorphies qui caractérisent les Harpalidae (Deuve, 1988a) . Dans ces conditions, il est légitime d'exclure les Brachinidae des Carabiques supérieurs. Cependant, aucune synapomorphie solide ne conforte l'hypothèse de la monophylie du groupe Brachinidae + Paussidae.

Source : MNHN, Paris

Les genitalia femelles dans les différentes familles d'Adephaga

En utilisant la terminologie définie dans le lexique terminologique (p. 161), il est possible de passer en revue la variabilité des genitalia femelles, externes et internes, dans toutes les familles de Coléoptères Adephaga.

La reconnaissance des Hydradephaga d'une part, des Harpalidae *sensu novo* d'autre part, comme groupements monophylétiques, permet de faire l'économie de leur étude détaillée. Pour les premiers, on pourra se reporter à la situation des Trachypachidae et des Amphizoidae, pour les seconds à celle des Trechidae et Psydridae. Les familles étudiées sont donc les suivantes :

Rhysodidae

Abdomen de type nébridien, les glandes pygidiales associées à l'urite IX. Fort développement du triangle intermétacoxal du ventrite II. Genitalia internes avec une spermathèque mais pas de formations glandulaires apparentes.

Gehringiidae

Abdomen de type nébridien. Large processus intermétacoxal. Expansions appendiculiformes sétigères sur les latérotergites IX. Une spermathèque, pas de formations glandulaires apparentes.

Cicindelidae

Abdomen des femelles avec tube de ponte télescopique, les latérotergites IX divisés en deux sclérites, les gonocoxites IX représentés par deux articles individualisés. Genitalia internes avec une bourse copulatrice, une spermathèque tubuliforme, une apophyse ligulaire souvent présente, mais pas de formations glandulaires apparentes, sinon parfois des « glandes suppléantes » néoformées.

Présence du médiotergite X chez les mâles.

Carabidae

Abdomen des femelles de type carabidien. Latérotergites IX prolongés en avant par de longues apophyses. Les glandes défensives débouchent dans des alvéoles caractéristiques des latéotergites IX. Genitalia internes comme chez les Cicindelidae, l'apophyse ligulaire toujours présente, pas de formations glandulaires apparentes.

Présence du médiotergite X chez les mâles.

Nototylidae

Abdomen de la femelle de type harpalidien. Médiotergite IX en fin arceau transversal. Médiotergite VIII avec deux apophyses antérieures carénées, comme chez les Harpalidae. Latérotergites VIII un peu écartés l'un de l'autre. Spermathèque tubuliforme. Pas de formations glandulaires apparentes.

Paussidae

Abdomen de type nébridien, le médiotergite VIII très sclérifié. Médiotergite IX en fin arceau transversal. Latérotergites VIII toujours séparés l'un de l'autre, parfois très écartés. Gonopodes IX monomères. Genitalia internes avec apophyse vaginale, spermathèque et glande accessoire. Cette dernière, absente chez les Paussinae.

Chez *Metrius*, l'ensemble des genitalia internes a subi une rotation de 180° (*catopic genitalia*). Chez certains Eustrini ont été décrits des genitalia orthotopiques qui ont conservé leur disposition métamérique.

Brachinidae

Genitalia en tous points très différents de ceux des Paussidae. Abdomen proche du type harpalidien, mais particulier. Gonopodes IX dimères. Gonopodes VIII toujours absents. Genitalia internes sans apophyse vaginale ni glande accessoire, mais avec une glande annexe sur la spermathèque. Quelques traits particuliers : présence fréquente d'une « *peribursa* » et d'un « *spiculum genitale* ».

Amphizoidae

Abdomen de type nébridien. Médiotergite IX vestigial. Gonopodes VIII fusionnés en « plaque sous-génitale ». Voies génitales internes dédoublées : il y a deux orifices génitaux. Présence d'un « sclérite helminthoïde », d'une spermathèque, d'une glande accessoire.

Trachypachidae

Abdomen de type nébridien, mais le médiotergite VIII peu différencié. Médiotergite IX avec des « lobes paratergaux ». Genitalia internes avec « sclérite helminthoïde ». Ni glande annexe ni glande accessoire différenciées.

Omophronidae

Abdomen de type nébridien. Genitalia internes avec « sclérite helminthoïde », spermathèque et glande accessoire.

Nebriidae

Abdomen de type nébridien. Apodèmes des latérotergites VIII généralement bilobés. Gonopodes IX dimères. Voies génitales internes partiellement dédoublées. Présence d'un « sclérite helminthoïde ». La similarité de ce type de genitalia avec ceux des Hydradephaga est notable.

Source : MNHN, Paris

Migadopidae

Abdomen de type nébridien. Gonopodes IX dimères. Genitalia internes avec bourse copulatrice volumineuse, spermathèque présente ou absente, mais pas de glande annexe ou accessoire.

Elaphridae

Abdomen de type nébridien. Gonopodes IX dimères. Genitalia internes avec bourse copulatrice volumineuse, spermathèque présente, mais pas de formations glandulaires apparentes.

Loriceridae

Abdomen de type nébridien. Gonopodes IX dimères. Genitalia internes avec bourse copulatrice « en corbeille », spermathèque filiforme, mais pas de formations glandulaires apparentes.

Cicindidae

Gonopods IX dimères. Genitalia internes avec bourse copulatrice, spermathèque tubuliforme, mais pas de formations glandulaires apparentes.

Hiletidae

Abdomen de type nébridien. Gonopodes IX dimères. Genitalia internes avec bourse copulatrice, spermathèque et glande annexe.

Promecognathidae

Abdomen de type nébridien. Genitalia internes avec spermathèque, mais pas de formations glandulaires apparentes.

Scaritidae

Abdomen d'un type nébridien mal caractérisé, le médiotergite VIII peu différencié. Genitalia internes très diversifiés selon les genres. Présence parfois d'une glande accessoire.

Apotomidae

Abdomen d'un type nébridien mal caractérisé, le médiotergite VIII pas plus allongé que les précédents, mais les glandes défensives associées à l'urite VIII, à la différences des familles précédentes. Genitalia internes avec spermathèque et glande accessoire.

Siagonidae

Abdomen des femelles de type carabidien, les glandes défensives associées à l'urite IX. Chez *Luperca*, un septum membraneux sagittal relie les marges internes des latérotergites VIII aux gonopodes VIII. Genitalia internes avec spermathèque, mais pas de formations glandulaires apparentes.

Chez les mâles, le médiotergite X est présent et, fait remarquable, a subi une rotation en rapport avec celle de l'édéage.

Melaenidae

Abdomen de type nébridien, mais le médiotergite VIII faiblement invaginé et les glandes défensives associées selon les genres à l'urite VIII ou à l'urite IX. Genitalia internes avec spermathèque, mais sans formations glandulaires apparentes.

Psydridae

Abdomen d'un type nébridien plus ou moins caractérisé selon les genres, ou parfois de type harpalidien; les glandes défensives associées à l'urite IX ou à l'urite VIII. La famille est hétérogène et sans doute polyphylétique. Genitalia internes avec spermathèque, mais la glande annexe présente ou absente selon les genres.

Broscidae

Abdomen de type harpalidien, mais les glandes défensives associées à l'urite IX. Genitalia internes avec spermathèque, mais la glande accessoire présente ou absente selon les genres. Présence parfois d'une apophyse vaginale sclérifiée.

Trechidae

Abdomen de type harpalidien, les glandes défensives débouchant non loin de l'urite VIII. Genitalia internes avec spermathèque. La glande annexe n'a été observée que chez les Bembidiinae.

Remarques générales

Le passage en revue de la diversité morphologique des genitalia femelles des Adephaga permet de tirer quelques conclusions principales sur la définition des familles étudiées et sur les relations phylogénétiques supposées prévaloir entre elles.

Source : MNHN, Paris

En général, une grande homogénéité de structure a été observée au sein de chaque famille. C'est le cas par exemple des Paussidae, et l'appartenance à cette famille des genres *Metrius* et *Mystropomus* est confirmée (DEUVE, 1988c).

D'autres familles, comme les « Psydridae », sont hétérogènes et peut-être polyphylétiques.

Les similarités des voies génitales des Carabidae et Cicindelidae d'une part, des Elaphridae et Migadopidae d'autre part, sont soulignées et traduisent probablement des affinités phylogénétiques.

La présence d'un caractère important, le *« sclérite helminthoïde »*, qui soit commun aux Hydradephaga, Trachypachidae, Omophronidae et Nebriidae, introduit l'hypothèse d'une éventuelle monophylie de cet ensemble.

Source : MNHN, Paris

EXTENDED ABSTRACT

DEUVE T., 1993, *L'ABDOMEN ET LES GENITALIA DES FEMELLES DE COLEOPTERES ADEPHAGA*. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, **155** : 1-184. Paris ISBN : 2-85653-204-7.
Published March 26th, 1993.

MATERIAL AND METHODS

This morphological and phylogenetic study on the abdomen of the Adephaga was effected on the collections of the Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris. 254 species belonging to 28 families were dissected and studied. The complete abdomen was treated in caustic potash and the tegument preserved after staining. Therefore, only the cuticular casts of ectodermic tissues (exoskeleton and genitalia) were studied.

MORPHOLOGY OF THE COLEOPTERA ADEPHAGA ABDOMEN

Preliminary terminology

Usage in entomology has led to a confusion between dorsal and tergal on the one hand, and ventral and sternal on the other. In arthropods, the placement of appendages allows the distinction of a tergum, more dorsal and a sternum, which is more ventral. In insects, the ventral plate of each segment of the abdomen is generally termed the sternite and is of a composite nature, bearing eusternal and coxal (appendicular) elements, and sometimes even laterotergal ones. As we will see, the sternal element can even be absent. In these cases, the term ventrite is preferable to define the ventral sclerite, rather than sternite or secondary sternite, which lead themselves to confusion.

THE PREABDOMEN

As in Thysanura, the preabdomen of pterygote insects is composed of segments I to VII. On Coleoptera, each segment is simply one dorsal mediotergite, bordered by marginal membranes which bear the respiratory spiracles, and a ventral sclerite, or ventrite. The ventral surface of the preabdomen is more modified by the location of the articular cavities in which the coxae of the metathoracic legs attach, and a more or less defined differentiation in ventrite VII which « carries » the postabdomen.

THE POSTABDOMEN AND FEMALE GENITALIA

The postabdomen of Coleoptera is retractable, composed of segments VIII to X, and a telson, all more or less telescoped into each other. In the female, the primary gonopore is situated on the posterior margin of segment VII, but it is segments VIII and IX which are differentiated and carry the genital appendages, or gonopods. On the male, the primary gonopore is located on the ventral surface of segment X and it is segments IX and X which are supposed to be specialized and bear elements of an appendicular nature.

The dorsal face of the postabdomen

In the Adephaga, as in all Coleoptera, the evolutionary tendency has led to a reduction in the postabdomen by differential regression of the posterior segments, with an emphasis on telescoping of the segments into each other. This « orthogenetic » evolution and the variation which results has hardly been used in the studies of systematics and phylogeny. In the Adephaga, however, three fundamental types may be distinguished :

— *Carabidian type*. The last apparent mediotergite is the ninth. This type is observed only in the females of the Carabidae and Siagonidae.

— *Nebridian type*. The last visible mediotergite is the eighth, which is not telescoped into segment VII. This type is characteristically observed in the Rhysodidae, Hydradephaga, Trachypachidae, Omophronidae, Nebriidae, Loriceridae, Elaphridae, Migadopidae, Paussidae, Gehringiidae, Hiletidae, Promecognathidae, and less clearly in the Scaritidae, Apotomidae, Melaenidae, and certain Psydridae.

Source : MNHN, Paris

— *Harpalidian type*. The last apparent mediotergite is generally the eighth, sometimes the seventh, but it is partially or completely telescoped into segment VII. This type is observed only in certain Psydridae and in all the Broscidae, Trechidae, and Harpalidae.

Only the Cicindelidae and Brachinidae, which are specialized families in regard to these structures, escaped from these three fundamental types.

In relation to this evolution, the placement of the orifices of the abdominal defensive gland is variable between families. These glands, which are located on the « intersegmentary » membrane VIII-IX, are generally associated with urite IX if this is the first mobile segment, or with urite VIII if this segment is partly telescoped and therefore capable of some autonomous mobility. With few exceptions, the glands are joined to the anterior edge of urite IX in the « lower » carabids. In the « higher » carabids, they are fixed to the posterior margin of urite VIII. In certain cases, the mediotergite VIII is specialized and functions defensively with the formation of « epitergites », small articulated sclerites which allow active orientation of secretory jets; the genus *Amorphomerus* is the best example.

The ventral face of the postabdomen

The ventral postabdominal surface of the female Adephaga is marked by the presence of the reproductive apparatus, internal genital paths and external skeletal formations.

General features of the female genitalia of insects

Ectodermic genital ducts

We owe the knowledge of preimaginal development and female genitalia development to HEBERDEY (1931) and SNODGRASS (1933). The primitive location of the gonopore is on segment VII; this condition, called *orthotopic*, can be observed in the imaginal stage in Thysanura, Ephemeroptera, Dermaptera, and certain Orthopteroids. In the more evolved insects, *epitopy* can be observed, where the genital orifice has shifted posteriorly to segments VIII or IX, sometimes behind urite IX. This displacement is concommitant with the elaboration of « vaginal » structures. Hence, the definitive ectodermic genital ducts of the more advanced insects would be of a trisegmented nature, with the involvement of segments VII, VIII, and IX.

External genitalia of insects

Since the works of VERHOEFF and HEYMONS at the end of the last century, the external genitalia of female insects have been the subject of numerous studies and discussions. With rare exception, modern authors interpret the ventral terminalia of segments VIII and IX as appendicular formations. SNODGRASS defined a classic plan for these structures which comprise two pairs of valvifers and three pairs of valves. In the more evolved pterygotes, accentuated epitopy of the gonopore places this structure at the level of or behind urite IX. In correlation, the gonapophyses regress while the « third valves », or coxostyles, develop the function of atypical ovipositors. This is the case in Coleoptera.

Another striking feature is found in the pterygotes. The four gonapophyses (if present) are brought together around the median plane and the genital pouches fuse to form a vagina of plurisegmentary origin. This leads to a regression or an invagination of the sternal areas VIII and IX. Misinterpretations led entomologists to describe the presence of sternite VIII or IX in the ventral face of the abdomen of female Coleoptera.

External genitalia of Coleoptera

General characteristics and interpretation

The works of SINGH-PRUTHI (1924), HEBERDEY (1931), and METCALFE (1932) have shown the different phases of female genitalial morphogenesis from the development of the preimaginal stages, with the actual joining of genital pouches. These authors, however, have not always been in agreement on the number and position of these pouches and, they had not studied the homologies implied by the consecutive sclerites of the exoskeleton. All authors admit that the definitive female gonopore is located « in the region of segment IX » or « posterior to » this segment. This is however a secondary location. It is not significant to precisely indicate in which segment this functional gonopore belongs. In the Coleoptera, the gonapophyses are always absent, the gonopods IX (« coxostyles ») function as ovipositors, and the gonopods VIII are vestigial or absent, or rarely fused together to form a subgenital plate.

Urite IX

The ventral surface of this urite bears gonopods IX, which are typically triangular, comprising a gonosubcoxite, a gonocoxite, and a gonostyle. Contrarily to the Polyphaga, the gonostylus is never clearly apparent in the Adephaga, except as a rudimentary structure which is part of the *« subapical setose organ »*.

The ventrolateral sclerites onto which the gonopods articulate have been interpreted as tergites IX (VERHOEFF, 1918), valves or paraprocts (TANNER, 1927), hemisternites (most authors), or laterotergites (BILS, 1976; BURMEISTER, 1976). Study of musculature, but especially the position of these sclerites, which are dorsal with reference to the gonopods, indicate a laterotergal nature.

Source : MNHN, Paris

Urite VIII

On the form of a ventral arch, all authors interpret the ventrite VIII as sternite or coxosternite. However, the general theory on morphogenesis of female genital ducts stipulates a union of primary genital pouch, situated anterior to urite VIII, and secondary pouch, situated posterior to this urite. This therefore implies an alteration of sternal area VIII. Furthermore, the dual form of ventrite VIII is easily observed. In certain Adephaga, the two hemiventrites comprising the ventral arch VIII are not joined but crossed (some Brachinidae) or even spaced from each other and becoming lateral in position (some Paussidae). MICKOLEIT (1975), who studied urite VIII of female Mecoptera, assimilates these two hemiventrites to coxosternites. He admits the disappearance of the median part of the sternite, which participates in the internal genital ducts, and interprets ventrite VIII as resulting from a secondary juxtaposition of the two lateral margins of the initial coxosternal plate. This hypothesis does not admit the presence of laterotergal formations on urite VIII, whereas the same author recognizes them on urite IX. In addition, the development of gonopods VIII in certain Hydradephaga shows that they are situated in a ventral position relative to hemiventrites VIII. The latter are therefore the secondarily juxtaposed laterotergites, serially homologous to laterotergites IX of the following segment.

Urite X

The ventral area X is always present but it is generally slightly sclerified in the female Adephaga. In certain Brachinidae, the ventrite X is extended anteriorly by the *« spiculum genitale »*.

The discovery of Coleoptera with orthotopic genitalia

Among the large number of species which make up the order Coleoptera, only a few very rare Adephaga show atypical female genitalia. Those genitalia whose location remains in accordance with the segmental origin are termed *« orthotopic »*. In some Brachinidae of the genus *Crepidogaster*, the ventral laterotergites VIII are never joined but interleaved or crossing. The female genital orifice hence opens just behind ventrite VII, in the region of segmental areas VIII and IX. This is probably a secondary location, linked to the specialization of the abdominal extremity of these insects.

Epitopy, backwards displacement of the female genitalia, is atypical in numerous Paussidae : the laterotergites VIII are spaced and the vagina is not isolated from the membranous formations of the ventral arch VIII, from which it is derived. However, in this same family, real orthotopy was observed only in species of the genera *Eustra* and *Ozaenaphaenops*. The common oviduct is isolated from vaginal formations and opens with a primary gonopore located just behind urite VII. A coxosternal plate persists in a medial position between the two laterotergites VIII. The sternite IX is visible between gonopods IX. The protovagina is positioned behind sternal areas VIII and IX. Hence, these genitalia have preserved their initial metameric position at the imaginal stage. These apparently metameric genitalia, of very rare occurence, have been interpreted as a localized partial neoteny. A relative delay in the morphogenetic development of this organ, and its fixation to a precocious stage occured. The existence of this neotenic state may be attributed to the cave-dwelling mode of life exhibited by these species. These examples illustrate the theoretical interpretations for the structure of the postabdomen of female Coleoptera.

Generalizations to the group of holometabolan insects

The new interpretation of the homologies of the female postabdominal sclerites can be illustrated in and applied to the holometaboles. A rapid survey of the Hymenoptera, neuropteroids, Mecoptera, Lepidoptera, and Diptera, indicates that this scheme can be applied to them, with the disappearance of sternites VIII and IX following the epitopy of the secondary gonopore. The ventral arches VIII and IX of these insects would be laterotergal formations in reality. There is no doubt that this scheme can be applied in broad outline to all pterygote insects to understand the structure of the female postabdomen. Epitopy of the secondary gonopore can be described in all the orders, with exception of the most primitive, following the same principal but with variation.

The female ectodermic genital ducts

Few studies have been carried out on the internal ectodermic genitalia of the Adephaga. Of trisegmentary origin, they will result in the coalescing of the three primordial genital pouches or, more precisely, of the oviductal pouch (segment VII) with the protovagina (segments VIII and IX). The ventral position of the oviduct is observed in most of the species. Sometimes, the presence of a *ligula basalis* is interpreted as a vestige of the primary oviduct. In the Carabidae, Cicindelidae, and the Migadopidae, one can distinguish a *« ligular apophysis »* situated on the *ligula* and joined to urite VIII by muscles. The « vaginal apophysis » is a sclerotinized fold of the tegument which is situated between the base of the oviduct and the spermatheca, and joined to urite IX by muscles. This has been observed only in the Paussidae and Broscidae. A specialized structure, called « helminthoid sclerite », is present in all Hydradephaga, Trachypachidae, Omophronidae, and Nebriidae, and allows supposition of phylogenetic affinities between these families.

An *« appended gland »*, which opens directly into the vesicular formation (termed as a spermatheca), has been distinguished from an independent *« accessory gland »* which empties its secretions straight into the vagina. It is

Source : MNHN, Paris

remarkable that the appended and accessory glands, when present, have never been observed together in the female genitalia of the Adephaga. In the Nebriidae, a partial division of the vagina is reminiscent of the double ducts of the Hydradephaga. In the Brachinidae, a folding of the tegument could become an invagination of the secondary gonopore and the formation of the *« peribursa »*, which corresponds to a false *bursa copulatrix*.

The male postabdomen

Interpretation of the sclerites of the female coleopteran postabdomen brings forth information applicable, in part, to the male genitalia.

The dorsal face of the male postabdomen

The dorsal face is similar to that of the female. Especially noticeable is the presence of a mediotergite X, only in the Carabidae *s. str.*, the Cicindelidae, and the Siagonidae. The persistence of this primitive character may be linked to the presence of male genitalia which belong, for the most part, to urite X. In the Siagonidae, the mediotergite X follows the rotation of the aedeagus.

The ventral face of the male postabdomen

The ventrites

The ventrite VIII of the abdomen shows similar morphology in the male and female. It appears as a juxtaposition of two sclerites fused in the insect's sagittal plane. The question is whether it results from a secondary fusion of the laterotergites in the same way. The argument in favor of this hypothesis is the disposition, not fused but crossed or separated, in certain genera, such as *Crepidogaster* or *Loricera*.

In certain male Adephaga, *Loricera* for example, the importance of the genital muscles leads to an elongation of the costal region of ventrite VIII, which is transformed into a *« genital ring »*. Ventrite IX of the male Adephaga is always present as such a *genital ring*, but often asymmetrical due to the rotation of the aedeagus. In the genus *Cychrus*, the two constituent laterotergites are distinct. In the general cases (for example *Carabus*), only the right laterotergite persists. This was interpreted by all authors as an asymmetrical sternite, which it is not. The hypothesis of the laterotergal nature of ventrites VIII and IX of the male coleopteran abdomen is supported by examination of the musculature.

The external male genitalia

The nature and homologies of the insect male genitalia have been the subject of a vast literature. The hypothesis of a neoformed genital tube or of a homology between male and female genitalia were abandonned by most authors. Since the observations of Else (1934) and the review of Dupuis (1950), it has often been admitted that urites IX and especially X are at the origin of the external male genitalia. Snodgrass (1957) designed the thereafter classic diagram, without admitting explicitly however the appendicular origins of these structures. In the Coleoptera, the male genitalia have often been described in all their diversity, but the homologies of the sclerified parts remain unknown. Amongst the Adephaga, the phallobase (a *pseudophallic* structure) is only visible in the Carabidae *s. str.* and the Cicindelidae. According to the hypothesis of the laterotergal nature of ventrite IX, this phallobase would comprise the coxal areas (or subcoxals) of urite IX. Interpretation of the median lobe and the parameres (*euphallic* structures) is more difficult, but numerous arguments indicate that they may be derived from urite X.

Morphological diversity of the abdomen and phylogeny

Methodology and phylogenetic premises

The study of the morphology of the abdomen and elucidation of characters previously unknown may fuel phylogenetic research on the Coleoptera Adephaga. The very large number of species necessitates a precise methodology, as it is not advisable to study all of them. In view of this, the use of certain concepts of cladistics is deemed useful.

The identification of monophyletic groupings, in the strict sense of Hennig, allows for their characterization on their ground plan and to use them as so « black boxes » that no longer require intrinsic phylogenetic studies. Two large groupings have thus been recognized as monophyletic, the Hydradephaga (incl. Trachypachidae) and Harpalidae. Therefore detailed analysis of their component taxa could be excluded from this study.

Source : MNHN, Paris

Monophyly of the Hydradephaga

The majority of recent authors are in agreement when considering the entity Hydradephaga + Trachypachidae as monophyletic. There are known under the collective name of the Glabricornia.

Monophyly of Harpalidae

The monophyly of the « higher » carabids (Psydridae + Trechidae + Harpalidae) remains to be demonstrated (perhaps including the Broscidae or excluding certain Psydridae). On the other hand, the monophyly of the Harpalidae is supported by the conjunction of the following four autapomorphies :

— Abdomen of the harpalidian type, with the apophyses marked on the anterior edge of mediotergite VIII, each reinforced by a longitudinal keel.
— Pygidial gland orifices situated against mediotergite VIII, sometimes associated with it to form a more specialized organ, the epitergite.
— Absence of the mandibular seta in the imago.
— Characteristic aedeagus of the male : parameres strongly asymmetrical, the right one conchoid, achaetous or almost achaetous.

This monophyletic grouping corresponds to the *Conchifera* of JEANNEL, but with the inclusion of the Pseudomorphinae. Although the taxon Graphipteridae LATREILLE (1802) precedes it, this group should take the name Harpalidae BONELLI (1810). This is justified by a long and universal usage.

In the case where the grouping Hydradephaga (incl. Trachypachidae) is considered by all authors as monophyletic, and where the carabid Geadephaga would be contrarily paraphyletic (and perhaps polyphyletic), it is inadvisable to divide the first into many families, whereas the latter would be united in a unique family, the « Carabidae ». Despite the weight that CSIKI's (1927-1933) traditional classification carries, it appeared preferable to select a more modern classification which takes into account recent discoveries and present questions on the phylogeny of the Adephaga.

Two particular cases have been studied here : the Pseudomorphinae and the Brachinidae.

Position of the Pseudomorphinae

The phylogenetic position of the Pseudomorphinae has always posed unsolved difficulties for systematists. However, the presence of the four autapomorphies which define the Harpalidae in all representatives of this group allows us to include them, without hesitation, in this family.

Position of the Brachinidae

The phylogenetic position of this family is presently the subject of controversy. Either they are classified with the « higher » carabids, among the *Truncatipennes* (most traditional authors), or as the sister-group of the Paussidae, with which they share the specialization of the abdominal defensive glands (EISNER *et al.*, 1977; BALL, 1979; ERWIN & SIMS, 1984). The fact is that the representatives of this group possess *none* of the four autapomorphies which characterize the Harpalidae (DEUVE, 1988a). In these conditions, it is legitimate to exclude the Brachinidae from the « higher » carabids. However, no solid synapomorphy supports the hypothesis of a monophyletic origin of the group Brachinidae + Paussidae.

THE FEMALE GENITALIA IN THE DIFFERENT FAMILIES OF ADEPHAGA

Using the terminology defined in the glossary (p. 161), it is possible to review the variability of the female genitalia, both external and internal, in all families of Coleoptera Adephaga. The recognition of Hydradephaga (incl. Trachypachidae) on one hand and the Harpalidae *sensu novo* on the other, as monophyletic groupings, allows for brevity in their studies. For the first group, one can refer to the situation in the Trachypachidae and the Amphizoidae, and for the latter to the Trechidae and Psydridae. The families which have been studied are listed below.

Rhysodidae

Abdomen of nebridian type, with pygidial glands associated with urite IX. Presence of a strong intermetacoxal triangle of ventrite II. Internal genitalia with a spermatheca but no apparent glandular formations.

Gehringiidae

Abdomen of nebridian type. Wide intermetacoxal process. Appendiculariform setiferous expansions on laterotergite IX. One spermatheca, no apparent glandular formations.

Cicindelidae

Abdomen of females with telescopic egg-laying tube. Laterotergite IX divided into two sclerites. Gonocoxite IX represented by two individual articles. Internal genitalia with bursa copulatrix and tubular spermatheca. Ligular

Source : MNHN, Paris

apophysis often present but no apparent glandular formations. Neoformed « substitution glands » sometimes present. Mediotergite X present in males.

Carabidae

Abdomen of females with carabidian type. Laterotergite IX prolonged anteriorly by long apophyses. Defensives glands opening into characteristic alveoles in laterotergites IX. Internal genitalia as in Cicindelidae. Ligular apophysis always present. No apparent glandular formations. Mediotergite X present in males.

Nototylidae

Abdomen of harpalidian type. Mediotergite IX as a narrow transverse arch. Mediotergite VIII with two keeled anterior apophyses as in the Harpalidae. Laterotergites VIII slightly spaced from one another. Spermatheca tubular. No apparent glandular formations.

Paussidae

Abdomen of nebridian type with mediotergite VIII much sclerified. Mediotergite IX as a narrow transverse arch. Laterotergites VIII always separated from each other, sometimes very far apart. Gonopods IX monomerous. Internal genitalia with vaginal apophysis. Spermatheca and accessory gland present. Accessory gland absent in Paussinae.

In *Metrius*, the internal genitalia have rotated 180° (« catopic » genitalia). In certain Eustrini, orthotopic genitalia have been described which have retained their initial metameric structure.

Brachinidae

Genitalia in all features very different from those of the Paussidae. Abdomen approching harpalidian type, but with special characteristics. Gonopods IX dimerous. Gonopods VIII absent. Internal genitalia without vaginal apophysis nor accessory gland, but with appended gland on spermatheca. Some characteristic features are frequent presence of « peribursa » and of « spiculum genitale ».

Amphizoidae

Abdomen of nebridian type. Mediotergite IX vestigial. Gonopods VIII fused in « subgenital plate ». Internal genitalia divided into two, with two genital orifices. Presence of « helminthoid sclerite », spermatheca, and accessory gland.

Trachypachidae

Abdomen of nebridian type, but with the mediotergite VIII little differentiated. Mediotergite IX with « paratergal lobes ». Internal genitalia with a « helminthoid sclerite ». No appended gland or differentiated accessory gland.

Omophronidae

Abdomen of nebridian type. Internal genitalia with « helminthoid sclerite », spermatheca, and accessory gland.

Nebriidae

Abdomen of nebridian type. Apodemes of laterotergites VIII usually bilobed. Gonopods IX dimerous. Internal genitalia partly subdivided. Presence of a « helminthoid sclerite ». The similarities between the genitalia of the Nebriidae and the Hydradephaga is worthy of note.

Migadopidae

Abdomen of nebridian type. Gonopods IX dimerous. Internal genitalia with voluminous bursa copulatrix. Spermatheca present or absent. No appended gland or accessory gland.

Elaphridae

Abdomen of nebridian type. Gonopods IX dimerous. Internal genitalia with voluminous bursa copulatrix. Spermatheca present, but no apparent glandular formations.

Loriceridae

Abdomen of nebridian type. Gonopods IX dimerous. Internal genitalia with cup-shaped bursa copulatrix, filiform spermatheca, but no apparent glandular formations.

Cicindidae

Gonopods IX dimerous. Internal genitalia with bursa copulatrix, tubuliform spermatheca but no apparent glandular formation.

Hiletidae

Abdomen of nebridian type. Gonopods IX dimerous. Internal genitalia with bursa copulatrix, spermatheca, and appended gland.

Promecognathidae

Abdomen of nebridian type. Internal genitalia with spermatheca, but no apparent glandular formation.

Source : MNHN, Paris

Scaritidae

Abdomen of nebridian type, but badly characteristic, with mediotergite VIII little differentiated. Internal genitalia variable amongst genera. Occasional presence of accessory gland.

Apotomidae

Abdomen of nebridian type, but badly characteristic, with mediotergite VIII no longer than preceding ones, but defensive glands associated with urite VIII in contrast to previous families. Internal genitalia with spermatheca and accessory gland.

Siagonidae

Female abdomen of carabidian type, with defensive glands associated with urite IX. In *Luperca*, a sagittal membranous septum connects the internal margins of laterotergites VIII to gonopods VIII. Internal genitalia with spermatheca, but no apparent glandular formations.

Mediotergite X present in males but following the rotation of the aedeagus. This is worthy of note.

Melaenidae

Abdomen of nebridian type, but mediotergite VIII weakly invaginated and defensive glands associated with urite VIII or urite IX depending upon genus. Internal genitalia with spermatheca but without apparent glandular formations.

Psydridae

Abdomen of nebridian type, more or less characteristic in each genus, or sometimes of harpalidian type, with defensive glands associated with urite IX or urite VIII. The family is heterogenous and probably polyphyletic. Internal genitalia with spermatheca, but the appended gland is present or absent depending upon the genus.

Broscidae

Abdomen of harpalidian type, but the defensive glands associated with urite IX. Internal genitalia with spermatheca, but the accessory gland is present or absent depending upon the genus. Sclerified vaginal apophysis sometimes present.

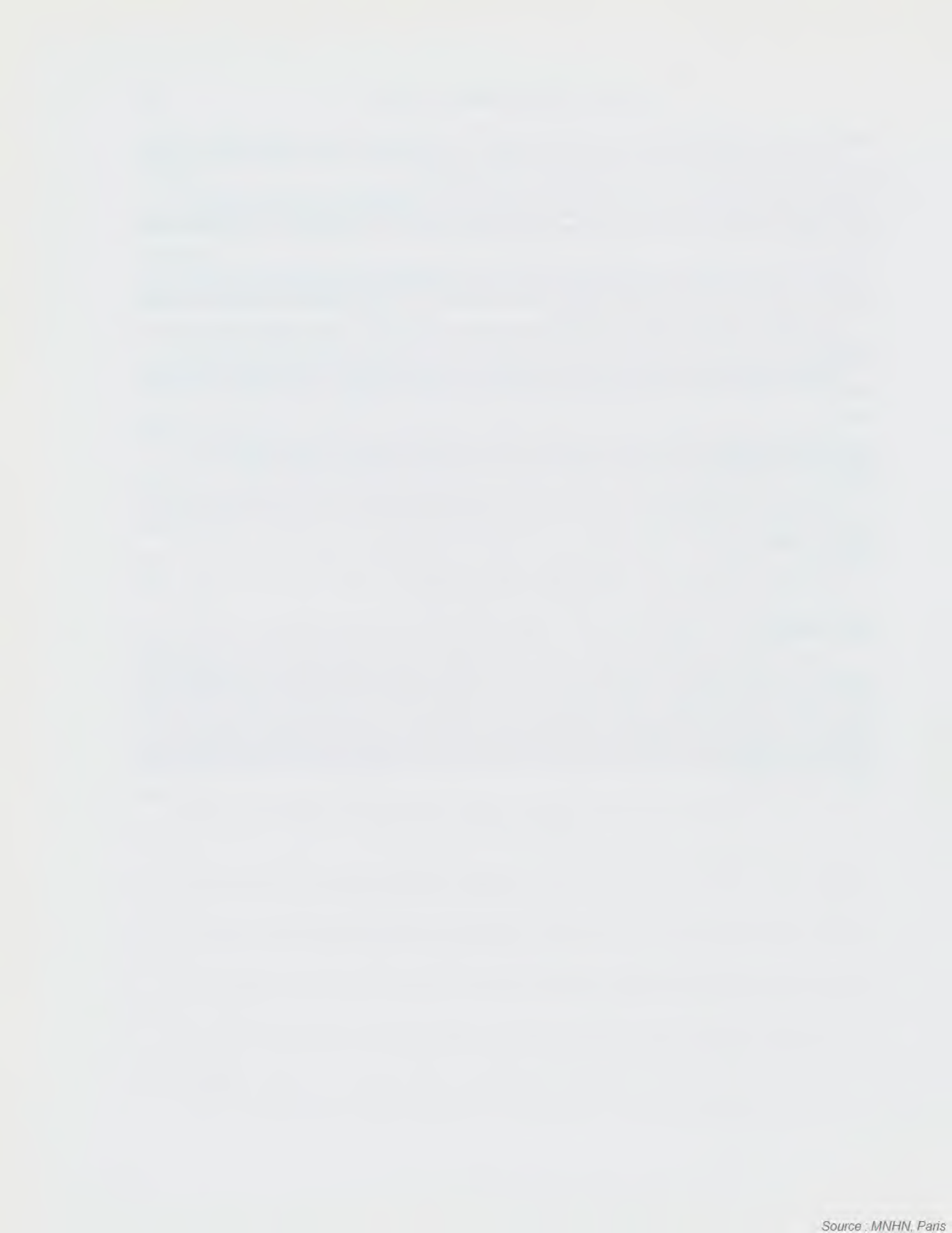
Trechidae

Abdomen of harpalidian type, with defensive glands opening near urite VIII. Internal genitalia with spermatheca. Appended gland has only been observed in the Bembidiinae.

General comments

A review of the morphological diversity of the female genitalia in the Adephaga permits some conclusions to be made on the definition of the families studied and on the phylogenetic relationships presumed to exist between them. In general, structural homogeneity is observed inside each family. For example in the Paussidae, the placement of the genera *Metrius* and *Mystropomus* in this family is clearly confirmed (Deuve, 1988c). Other families such as the Psydridae, are heterogenous and possibly polyphyletic. The similarities of the genital ducts of the Carabidae and Cicindelidae on one hand, and Elaphridae and Migadopidae on the other, are underlined and probably translate as phylogenetic affinities. The presence of an important character, the *« helminthoid sclerite »*, common to the Hydradephaga, Trachypachidae, Omophronidae, and Nebriidae, introduces the hypothesis of a possible monophyletic origin of this grouping.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Lorsque j'ai entrepris ce travail sur l'abdomen des Adephaga, l'objectif de mes recherches était simple : je voulais prendre en compte la diversité morphologique des genitalia femelles pour affiner nos connaissances sur la phylogénie de ce groupe zoologique, l'un des deux principaux sous-ordres des Coléoptères. En effet, les travaux de systématique sur ces insectes, qui sont si nombreux de par le monde, ont utilisé tour à tour des critères divers, selon une progression normale dans l'ordre des connaissances. Dans un premier temps, ce furent les caractères tirés de la morphologie de l'exosquelette, y compris les appendices et les ailes, qui ont été analysés; puis ceux issus des genitalia du mâle, lesquels ont apporté de nombreuses informations nouvelles sur la délimitation des principales lignées, mais aussi, et peut-être surtout, sur la délimitation des espèces; et enfin, très récemment, ont été exploités des critères obtenus à la suite d'études caryologiques, biochimiques (composition des glandes de défense), ou même immunologiques. D'une façon peu compréhensible, ont été négligés les genitalia femelles, à l'exception de quelques études ponctuelles et de la tentative de SCHULER (1960 à 1974). Pourtant, ces organes sont d'observation aisée sur les spécimens secs de collection, puisqu'ils sont doublés par une intima cuticulaire qu'un traitement dans un bain bouillant de potasse caustique et une coloration permettent d'étudier avec une relative facilité. Ces techniques sont à la portée de tout laboratoire et respectent, si elles sont effectuées avec soin, la présentation des spécimens étudiés. Même un taxon d'une extrême rareté, connu par un seul exemplaire conservé dans une collection ancienne d'un musée, peut sans dommage supporter une dissection fine et être analysé avec les moyens microscopiques modernes. Dans ces conditions, compte tenu des remarquables progrès techniques des dernières décennies, l'étude des formations cuticulaires des genitalia ectodermiques femelles devenait une priorité pour tenter de reconstituer l'histoire phylogénétique des Adephaga. Les travaux de HOLDHAUS, FRANZ, MATEU, SCHULER, LIEBHERR, ont laissé entrevoir la richesse en caractères morphologiques nouveaux de ces organes et ont annonçé une ample moisson à qui voudrait se donner la peine d'entreprendre une étude plus générale. C'est dans cette optique que j'ai entrepris ce travail.

Une étude de caractères n'est cependant jamais purement descriptive. Vouloir utiliser les caractères morphologiques des genitalia femelles des Adephaga dans des études phylogénétiques, revient à se heurter à des problèmes d'interprétation et de compréhension des structures observées. Une étude phylogénétique, qu'elle soit cladistique ou non, nécessite d'abord d'établir les homologies entre les caractères mis en évidence dans les différents groupes pour pouvoir ensuite les comparer malgré leur diversification. Par cet impératif, une analyse de caractères devient dans un premier temps un exercice de morphologie comparée. La « spermathèque » des Paussidae est-elle homologue de celle des Trechidae ? La « glande annexe » de la spermathèque des Psydridae peut-elle être comparée à une « glande accessoire » telle qu'il s'en observe chez les Broscidae ? Quels sont les rapports entre le « sclérite vaginal » lamelliforme des Paussidae et la plaque sclérifiée qui tapisse parfois la concavité de la bourse copulatrice des Carabidae ? Pourquoi l'orifice génital des femelles est-il situé « en arrière de l'urite IX » chez les Scaritidae, mais « en avant » chez les Promecognathidae ou chez certains Brachinidae ? Ces questions, qui viennent naturellement à l'esprit lorsque l'on observe la diversité de ces structures et leur richesse en caractères morphologiques, nécessitent pour qui veut y répondre, que l'on affronte le problème sous l'angle le plus général, c'est-à-dire en termes de morphogenèse.

Heureusement, l'étude du développement préimaginal a déjà permis à des auteurs plus anciens de préciser de façon schématique l'origine des genitalia femelles des Insectes Ptérygotes. On doit

Source : MNHN, Paris

beaucoup à ce propos aux observations de SINGH PRUTHI (1924) et aux brillantes synthèses d'HEBERDEY (1931) et de SNODGRASS (1933). Ces auteurs ont en particulier conclu à une origine plurisegmentaire de ces organes, et plus précisément trisegmentaire pour ce qui concerne l'ordre des Coléoptères. Les voies génitales ectodermiques internes seraient alors issues de la fusion de trois invaginations primordiales, appelées « poches génitales ». L'une située à l'arrière du segment VII de l'abdomen, les deux autres respectivement à l'arrière des segments VIII et IX. Mais si ces trois invaginations de l'enveloppe tégumentaire fusionnent, que deviennent les sternites VIII et IX qui les séparaient ? S'invaginent-ils aussi ? Ces questions inévitables conduisent à s'intéresser aux « genitalia externes », c'est-à-dire aux sclérites ventraux de l'abdomen, à leurs appendices, parfois nommés « terminalia », et aux sclérites qui les entourent. Le problème des homologies des différentes parties de l'ovipositeur des femelles d'insectes a alimenté des discussions et des polémiques nombreuses dans la littérature entomologique générale, et l'on doit aux travaux désormais classiques de HEYMONS, VERHOEFF, CRAMPTON, SNODGRASS, MICHENER, GUSTAFSON, SCUDDER, MATSUDA et STYS, d'en avoir à travers maints conflits clarifié les aspects. J'ai donc utilisé les principales acquisitions de ces études et crois avoir apporté une pierre à cet édifice en montrant que chez les Coléoptères au moins, les sternites VIII et IX ne sont pas visibles car ils ont participé à la formation des conduits génitaux internes. Une rapide revue des autres ordres d'Insectes Holométaboles indique que ce schéma peut leur être appliqué et peut-être aussi à la majorité des Ptérygotes.

Ces recherches m'ont ainsi conduit à proposer un schéma explicatif qui résume la morphogenèse des genitalia femelles des Coléoptères et propose de nouvelles homologies des sclérites du postabdomen. J'ai beaucoup utilisé à cette fin, en en modifiant cependant les principales interprétations, les travaux de BILS (1976) et de BURMEISTER (1976), remarquables de précision, qui donnent une description complète et une bonne illustration de la musculature du postabdomen chez les femelles d'Adephaga. J'ai eu aussi la chance très fortuite de recevoir des Paussidae troglobies découverts dans des grottes de Thaïlande, qui présentent les caractères tout-à-fait nouveaux et exceptionnels d'une néoténie localisée précisément aux genitalia femelles. Cette structure néoténique, primitive d'aspect, a confirmé les présentes théories sur l'origine plurimétamérique des genitalia ectodermiques femelles.

La nouvelle interprétation des sclérites abdominaux des femelles de Coléoptères — et des Insectes Holométaboles — rend possible une application de ces résultats au postabdomen des mâles, après s'être largement inspiré des travaux de DUPUIS (1950) et de SNODGRASS (1957).

Après ce cheminement et ces discussions sur les homologies, la seconde partie du texte a pour objet de passer en revue la riche diversité morphologique des genitalia femelles chez les Coléoptères Adephaga. On ne peut que constater la très grande variabilité morphologique de ces organes dont de nombreux exemples sont décrits pour chaque famille. Mais surtout, la mise en évidence de caractères inédits doit apporter des arguments nouveaux dans le cadre des recherches phylogénétiques. Parce que certains principes de la systématique cladistique permettent de *réduire* l'étude des groupes monophylétiques à l'analyse de leur plan de base, je me suis dans un premier temps efforcé de rassembler une majorité de Coléoptères Adephaga dans de tels ensembles, les plus vastes possible, afin de ne pas avoir à en étudier la phylogénie intrinsèque. Ainsi par exemple, les Hydradephaga et les Harpalidae qui rassemblent à eux seuls plus de 55 % de ces insectes. Les vingt-deux familles restantes ont ensuite été étudiées plus en détail. Il s'agit d'une esquisse, du défrichage d'un terrain encore vierge de véritables investigations, car l'on se rendra compte à la lecture de ces pages que beaucoup reste à faire et que les conclusions phylogénétiques sont encore bien maigres. Du moins est-on sûr que dans l'avenir, les recherches sur la phylogénie des Coléoptères Adephaga ne devront plus ignorer l'étude des caractères nombreux tirés de l'étude des genitalia femelles.

Source : MNHN, Paris

TECHNIQUES D'ÉTUDE

Une étude phylogénétique nécessite d'examiner un grand nombre de spécimens, représentatifs de l'ensemble et appartenant donc aux diverses lignées connues. Seules quelques grandes collections dans le monde peuvent permettre de telles investigations comme celles du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, qui ont été utilisées pour cette étude. Ces insectes de collection ont cependant l'inconvénient de ne pas être conservés en milieu liquide après fixation, mais d'être épinglés puis séchés. Cette préparation facilite l'examen des structures externes et en rend plus aisées les comparaisons, mais il ne subsiste en réalité que les structures cuticulaires. Tous les tissus de l'organisme sont nécrosés et détruits.

Fort opportunément, les épithéliums d'origine ectodermique des Insectes ont cette particularité de sécréter au pôle opposé de leur lame basale, une couche cuticulaire chitino-protéique et lipidique, plus ou moins stratifiée et plus ou moins sclérifiée. Cette cuticule d'épaisseur variable forme l'exosquelette de l'Insecte, mais moule les extrémités de tube digestif, stomodéum et proctodéum. De même, les organes génitaux sont constitués d'une partie mésodermique, gonades et région apicale du tractus génital, et d'une partie ectodermique, région basale du tractus génital et gonopodes. L'épithélium ectodermique sécrète une *intima cuticulaire*, qui moule la morphologie des tissus sous-jacents. Cette pellicule, parfois extrêmement fine mais toujours présente, est conservée dans les spécimens séchés des collections entomologiques. Il est donc possible d'en étudier la géométrie et la forme. Il faut pour cela préalablement « nettoyer » l'organe à étudier des tissus nécrosés inutilisables et rendre apparente la continuité de l'enveloppe tégumentaire.

Les spécimens à étudier ont été, dans un premier temps, plongés dans un bain d'eau distillée chaude pour les assouplir. Puis, à l'aide de pinces fines, l'abdomen a été séparé du reste du corps de l'Insecte par simple déchirure de la membrane le long de la jonction thoraco-abdominale.

L'abdomen, isolé, a ensuite été plongé pendant 10 minutes dans un bain de potasse à 10 % pour permettre le « nettoyage » des structures. A l'issue et après rinçage, ne demeure que la cuticule, inaltérée et propre à être étudiée dans les moindres détails de sa morphologie. Il est alors utile de la colorer, au rouge de fuchsine acide ou au noir chlorazol. On peut plonger cette enveloppe cuticulaire, ce « fantôme » tégumentaire, dans une solution de lactophénol et y adjoindre quelques gouttes de noir chlorazol dissous à saturation dans de l'éthanol. Cette coloration est rapide.

La dissection et l'observation peuvent s'effectuer dans le lactophénol, qui offre de bonnes qualités optiques.

A l'aide de pinces fines, on écarte le ventrite VII du ventrite VIII, en provoquant une rupture de la membrane « intersegmentaire », et l'on déchire l'une des membranes péritrémales latéro-dorsales du préabdomen, le long des côtés des ventrites. Puis, on déchire de même l'autre membrane péritrémale, de sorte que l'on a finalement isolé les ventrites du préabdomen (urites II à VII), qui forment la carapace ventrale, des médiotergites dorsaux et du postabdomen.

Toujours à l'aide de pinces fines, on rompt la continuité de l'urite VIII à hauteur du stigmate. Il peut alors « s'ouvrir comme un livre » et l'on déchire la membrane « intersegmentaire » VIII-IX, ce qui permet d'isoler les urites IX et X accompagnés des genitalia et du proctodéum.

Si les glandes « pygidiales » de défense sont associées à l'urite IX, elles seront préparées avec cette dernière pièce. Si elles sont associées à l'urite VIII, elles seront conservées avec la pièce précédente, qui comprend les médiotergites I à VIII et le ventrite VIII.

Il est toujours nécessaire de retirer les nombreuses trachées qui gènent l'observation des caractères à étudier.

Source : MNHN, Paris

Cette dissection étant effectuée, on peut soit simplement conserver ces structures colorées dans des tubes de glycérine ; soit les monter après déshydratation entre lame et lamelle dans le baume du Canada.

Dans le cas de spécimens précieux, il est possible d'isoler les ventrites du préabdomen avant le traitement à la potasse caustique, et de les recoller aussitôt sous les élytres du spécimen de collection qui a ainsi conservé sa présentation d'origine.

L'observation et l'étude des structures morphologiques peut s'effectuer selon le cas au stéréomicroscope, au microscope optique ou au microscope électronique à balayage, avec ou sans « point-critique ».

Source : MNHN, Paris

ABRÉVIATIONS UTILISÉES

ABBREVIATIONS USED IN FIGURES

a.	anus / *anus*
ac.	antecosta / *antecosta*
aed.	édéage / *aedeagus*
amp.	ampulla / *ampulla*
ap.	apophyse / *apophysis*
ap.lig.	apophyse ligulaire / *ligular apophysis*
apod.	apodème / *apodeme*
ap.vg.	apophyse vaginale / *vaginal apophysis*
b.c.	bourse copulatrice / *bursa copulatrix*
caps.	capsule / *capsula seminalis*
car.	carène / *keel*
c.eff.	canal efférent / *efferent canal*
c.coll.	canal collecteur / *collecting canal*
ch.sg.	chambre sous-génitale / *subgenital chamber*
c.spm.	canal (ou conduit) de la spermathèque / *canal (or duct) of the spermatheca*
ch.expl.	chambre d'explosion (vestibule) / *explosion chamber (vestibulum)*
cx	coxa / *coxa*
cxsty	coxostyle / *coxostylus*
d.	droit / *right*
div.	diverticule / *diverticulum*
ent.	entonnoir / *funnel*
ép.	épitergite / *epitergite*
épl.	épipleurite / *epipleurite*
g.	gauche / *left*
g1	gonopore primaire / *primary gonopore*
gen.int.ect.	genitalia internes ectodermiques / *internal ectodermic genitalia*
gcx	gonocoxite / *gonocoxite*
gl.	glande / *gland*
gl.acc.	glande accessoire / *accessory gland*
gl.ann.	glande annexe / *appended gland*
gl.pyg.	glande « pygidiale » / " *pygidial* " *gland*
gpd	gonopode / *gonopod*
gscx	gonosubcoxite / *gonosubcoxite*
gt.	gouttière / *gutter*
hpl.	hypopleurite / *hypopleurite*
iv.	intervalvulae / *intervalvulae*

Source : MNHN, Paris

lg.	ligula basalis / *ligula basalis*
l.mtép.	lobe métépisternal / *metepisternal lobe*
l.ptg.	lobe paratergal / *paratergal lobe*
ltg	latérotergite / *laterotergite*
mb.péritr.	membrane péritrémale / *peritremal membrana*
mtg	médiotergite / *mediotergite*
or.gén.	orifice génital / *gonopore*
or.gl.	orifice glandulaire / *glandular opening*
o.s.s.	organe sétulé subapical / *subapical setose organ*
ov.	oviducte / *oviduct*
p.a.	poche annexe / *accessory pouch or vesicle*
pb	peribursa / *peribursa*
p.d.	poche dorsale / *dorsal pouch or vesicle*
péd.	pédoncule / *peduncle*
ph.	phallus / *phallus*
phb.	phallobase / *phallobase*
pp.	périprocte / *periproct*
proct.	proctodéum / *proctodaeum*
prvg.	protovagin / *protovagina*
pl.gén.	plaque génitale / *genital plate*
pl.sgén.	plaque sous-génitale / *subgenital plate*
pm.	paramère / *paramere*
p.v.	poche ventrale / *ventral pouch or vesicle*
r.	réservoir / *reservoir*
scl.h.	sclérite helminthoïde / *helminthoid sclerite*
scl.lig.	sclérite ligulaire / *ligular sclerite*
s.pl.	sillon pleural / *pleural groove*
sp.gen.	spiculum genitale / *spiculum genitale*
spm.	spermathèque / *spermatheca*
spt.	septum / *septum*
st	sternite / *sternite*
stg.	stigmate / *spiracle*
s.tg.pl.	sillon tergo-pleural / *tergopleural groove*
sty.	style / *stylus*
tg	tergite / *tergite*
th.	segment thoracique / *thoracic segment*
tr.icx	triangle intercoxal / *intercoxal triangle*
ur.	urite / *urite*
v.	ventrite / *ventrite*
vés.sécr.	vésicule sécrétoire / *secretory vesicle*
vg.	vagin / *vagina*

Source : MNHN, Paris

MORPHOLOGIE DE L'ABDOMEN DES COLÉOPTÈRES ADEPHAGA

En préliminaire à tout travail de morphologie sur l'abdomen des Insectes, il importe de préciser la terminologie utilisée pour nommer les différents sclérites observables. En particulier, s'il est d'un usage courant de nommer « tergite » le sclérite en arceau dorsal qui occupe toute une face de chaque urite abdominal, et « sternite » l'arceau ventral correspondant, cette habitude paraît être à la fois la conséquence et la source de confusions fréquentes.

Dans le plan de base du segment arthropodien (cf. VANDEL, 1949 : 86; STØRMER, 1959 : 8), l'emplacement des appendices est le seul point de repère qui permette de distinguer une aire « dorsale », ou *tergum*, qui est dorsale *par rapport aux appendices*, et une aire « ventrale », ou *sternum*, qui est ventrale par rapport au même critère. On peut difficilement suivre SNODGRASS (1931 : 6) lorsqu'il propose de nommer « *dorsum* » la première et « *venter* » la seconde, puisque ces termes seraient alors synonymes des précédents dans leurs acceptions strictes, et que de plus, il est permis de penser que les substantifs de « dos » et de « ventre » ne perdraient rien à conserver en zoologie leur signification triviale.

Il est d'un usage généralisé en entomologie d'appeler « sternite » non pas nécessairement un sclérite du véritable sternum, comme il se devrait, mais le sclérite en arceau ventral de chaque segment de l'abdomen des Ptérygotes, sans que l'on méconnaisse pour autant sa nature composite. Pour la majorité des auteurs en effet, cette pièce est formée de la fusion de sclérifications du « sternum primaire » (eusternum) et des pleures (SNODGRASS, 1931), avec quelques controverses sur l'importance relative de ces deux composantes (GUSTAFSON, 1950; MATSUDA, 1958). Il s'agirait donc d'un coxosternite (le terme de « pleurosternite » serait plus exact mais n'a jamais été retenu).

Il semble même que dans certains cas, des sclérites latéraux du tergum (*latérotergites*) viennent se situer sur la face ventrale de l'abdomen. DUPUIS (1955 : 241) signale sur les urites VIII et IX des Hétéroptères une *« partie des latérotergites* repliée ventralement *et portant les gonocoxites »*, tandis que STYS (1959 : 80), qui préfère le terme de zygosternum à celui de coxosternum, précise que *« sometimes, however, the laterotergal sclerotizations enter into the composition of zygosternum. If they are fused with the zygosternum, then such a plate may be simply called* ventrite, *i.e. a portion of a venter »*.

Il apparaît effectivement que l'emploi du mot *ventrite* devrait être préconisé pour tous les Insectes et préféré à la notion de « sternite secondaire » qui porte à confusion. D'après SÉGUY (1967 : 454), c'est PERRIS qui en serait l'inventeur.

On verra dans les pages qui vont suivre, qu'il existerait dans le plan de base des Coléoptères (sans doute de tous les Ptérygotes) des sclérites du tergum plus ventraux que la ligne stigmatique. Ces *latérotergites* sont donc situés entre le stigmate et la base de l'appendice.

Cette affirmation résulte de l'observation en anatomie comparée des structures des segments génitaux de l'abdomen des imagos femelles [1]. Cependant, certains traits de la morphologie larvaire permettaient d'arriver aux mêmes conclusions, ainsi que l'avait déjà indiqué SNODGRASS (1931).

Chez la larve d'un Coléoptère Adephaga comme *Carabus* (fig. 2), il n'existe pas un sclérite unique sur la face ventrale de chaque segment, mais un sclérite médian flanqué de chaque côté par deux plus petits sclérites, ordinairement nommés « hypopleurite » et « épipleurite ». Ils sont séparés du tergite dorsal par l'emplacement du stigmate. L'étude de la face interne du tégument et de la

1. Il est habituel de nommer « segments génitaux » les seuls segments addominaux VIII et IX, et « segments prégénitaux » les segments I à VII. Cependant, il est clairement établi que dans le plan de base des Insectes véritables (Aptérygotes Entognathes exclus, KRISTENSEN, 1981 ; MINET & BOURGOIN, 1986), le gonopore primaire femelle débouche juste en arrière du ventrite VII c'est-à-dire, si l'on se reporte à la segmentation primaire de l'abdomen, dans la marge postérieure de la paroi ventrale du segment VII. N'est-ce pas là un véritable segment génital, du moins chez la femelle ? Les segments VIII et IX quant à eux, participent à la formation du vagin et de l'appareil ovipositeur. Chez le mâle, la participation du segment X à la formation des genitalia semble indiscutable.

Source : MNHN, Paris

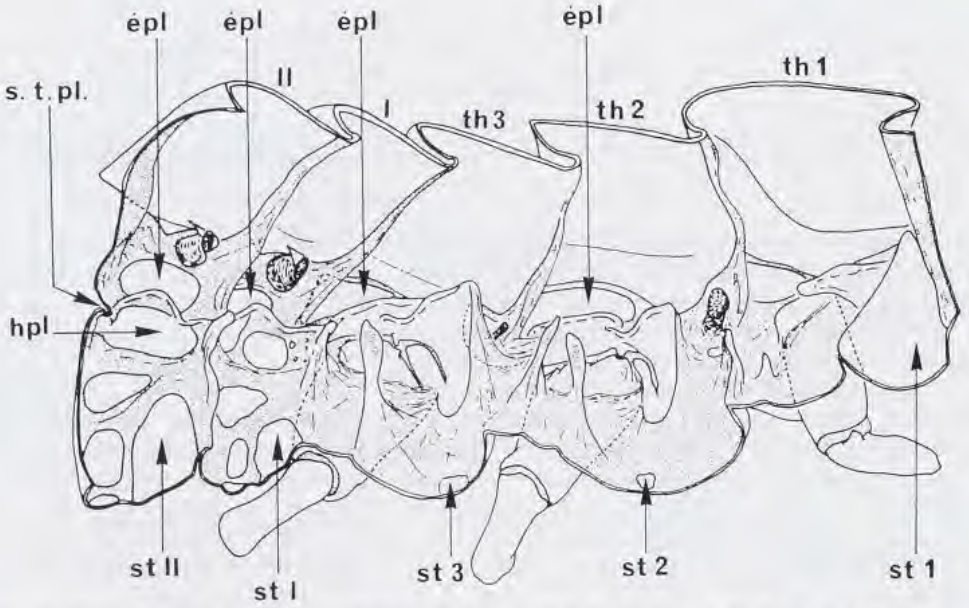


FIG. 2. — Larve du dernier stade de *Carabus scabrosus* Olivier : thorax et segments I et II de l'abdomen, moitié gauche, face interne de l'enveloppe tégumentaire. On peut suivre le *sillon tergo-pleural* depuis l'abdomen jusqu'au mésothorax inclus. On note aussi le déplacement vers l'avant des stigmates méso- et métathoraciques et, corrélativement, le déplacement vers l'arrière des « épipleurites » correspondants.

FIG. 2. — Last stage larva of Carabus scabrosus *Olivier : thorax and segments I and II of the abdomen, left side, internal face of the body-wall. One can follow the* tergo-pleural groove *from the abdomen to the mesothorax. Note also the shifting forwards of the meso- and metathoracic spiracles and the correlative shifting backwards of the corresponding « epipleurites ».*

musculature de part et d'autre de la jonction thoraco-abdominale, montre que ces deux sclérites ont leurs homologues sur les segments thoraciques, entre le notum et l'appendice. Il est en particulier facile (SNODGRASS, 1931) de suivre le repli, connu sous le nom de « sillon dorso-pleural » (mais qu'il faut nommer : « *sillon tergo-pleural* »), qui sépare sur l'abdomen l'hypopleurite de l'épipleurite et correspond au point d'attache de nombreux muscles. Ce repli se prolonge dans le thorax et participe à l'articulation, complexe, de la base de l'appendice. Si l'homologue de l'hypopleurite est étroitement associé à ce niveau à des formations supposées subcoxales et mérite à ce titre son nom de pleurite, l'homologue de l'épipleurite se présente quant à lui comme un sclérite libre situé sur la marge du tergum, car plus dorsal que la base de l'appendice, et est donc par définition un latérotergite. Une observation identique a été faite par CRAIGHEAD (1916) à la jonction thoraco-abdominale des larves de Cerambycidae. On peut penser que ces latérotergites larvaires ou les territoires correspondants, ventraux par rapport aux stigmates, ont leurs homologues sur l'enveloppe tégumentaire des imagos.

Quoi qu'il en soit, ce sont les segments VIII et IX des imagos qui procurent les meilleurs arguments sur l'existence de ces latérotergites.

LE PRÉABDOMEN

Chez les Insectes Ptérygotes, de même que chez les Thysanoures, le préabdomen est constitué des segments I à VII, non directement modifiés par la mise en place des structures génitales. Néanmoins, la marge ventro-postérieure du segment VII, dans ses parties membraneuses, contient l'emplacement du gonopore primaire des femelles et peut donc être attribuée au postabdomen.

Source : MNHN, Paris

Chez les Coléoptères, la structure du préabdomen est la plus simple qui soit. Dorsalement, chaque segment est représenté par une plaque médiane transverse (*médiotergite*) à laquelle correspond une paire de stigmates situés latéralement dans des marges membraneuses (*membranes marginales péritrémales*). La segmentation primaire est peu altérée, la segmentation secondaire à peu près inapparente. A quelques exceptions intéressantes près, chaque segment est identique à ses voisins, ce qui signifie le caractère peu différencié de cette structure. Cette relative simplicité peut être corrélée à la présence d'élytres sclérifiés qui assument en partie des fonctions habituellement dévolues au tégument dorsal de l'abdomen. Chez les Coléoptères brachélytres, tels par exemple les Staphylinidae, la sclérification de l'exosquelette de l'abdomen est accentuée et la segmentation secondaire réapparaît.

Sur la face ventrale, l'absence d'une suppléance élytrale explique la prédominance de la segmentation secondaire. Chaque urite est constitué d'un arceau ventral unique (*ventrite* abdominal), d'origine composite, qui résulterait de la fusion du sternite et des pleurites, avec peut-être une participation des territoires latérotergaux. La spécialisation des pattes métathoraciques, dont les coxae sont dirigées vers l'arrière et couchées dans un plan horizontal, entraîne une non-sclérification des parties sous-jacentes correspondant aux premiers segments du préabdomen. Chez les Coléoptères, la face ventrale du segment I est entièrement membraneuse (à l'exception de quelques secteurs réduits proches de la costa thoraco-abdominale), tandis que, le plus souvent, et c'est toujours le cas chez les Adephaga, les ventrites II et III se creusent de cavités articulaires dans lesquelles se logent les coxae métathoraciques, couchées et fortement sclérifiées.

Le peu de mobilité de la partie antérieure du préabdomen, bloqué par les métacoxae mais aussi par les épipleures élytraux, autorise souvent une soudure ou même une fusion des premiers ventrites entre eux. Chez les Adephaga, les ventrites II et III sont soudés, les ventrites III et IV partiellement ou totalement fusionnés (fig. 4 et 5).

La face dorsale du préabdomen

La face dorsale du préabdomen des Coléoptères Adephaga est composée d'une partie médiane, constituée par l'échelonnement des médiotergites I à VII, et des parties latérales membraneuses qui encadrent la précédente et supportent les stigmates.

Peu différenciés, les médiotergites sont identiques entre eux, du moins en ce qui concerne les segments II à VI. Aux deux extrémités du préabdomen s'observent parfois des spécialisations morpho-fonctionnelles. Le médiotergite I doit à sa participation à la jonction thoraco-abdominale d'être parfois un peu différent du médiotergite II. Quant au médiotergite VII, non différencié chez les Adephaga les plus primitifs, il est parfois accaparé par la fonction génitale et peut participer à la formation d'un tube ovipositeur plus ou moins développé. On observe alors un allongement de ce sclérite. Chez les Harpalidae les plus évolués, le médiotergite VII est le dernier urite visible dorsalement, qui « ferme » l'extrémité abdominale. Le postabdomen est totalement télescopé dans le préabdomen. Le médiotergite VII est différencié en une large et longue plaque en forme de clapet (fig. 14).

Chez les Gehringiidae, famille relicte monospécifique de la région Néarctique, le médiotergite VII est au contraire curieusement plus court que les précédents (fig. 113).

On sait que chez les imagos d'Insectes, les huit premiers segments abdominaux portent des stigmates. Chaque segment du préabdomen possède donc une paire de stigmates dorsaux, situés latéralement dans des marges membraneuses de part et d'autre du médiotergite, près de l'angle antérieur. Ces stigmates sont semblables entre eux, à l'exception de la première paire, souvent plus développée que les suivantes (fig. 3). Cette différenciation des stigmates I est à mettre en relation avec la proximité topographique du métathorax alifère dont l'activité métabolique est considérablement plus élevée que celle des segments « passifs » de l'abdomen.

Les marges membraneuses péritrémales ont aussi une fonction articulaire, en particulier dans le cadre des mouvements respiratoires de l'abdomen. Par la souplesse de leurs replis, elles permettent

Source : MNHN, Paris

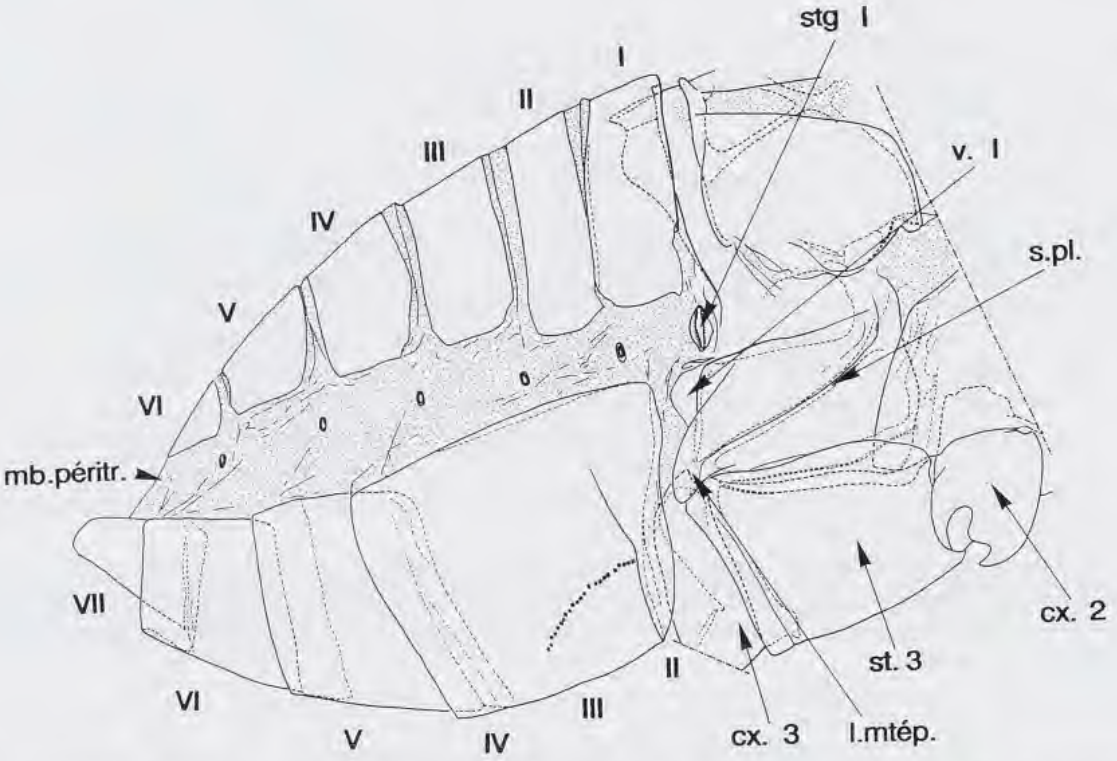


FIG. 3. — Jonction thoraco-abdominale chez *Eneapaussus howa* (Dohrn) (Paussidae), face latérale droite, vue externe. On note la présence d'un vestige sclérifié du ventrite I (*v.I*), situé à la jonction thoraco-abdominale, contre les pleures métathoraciques. Le stigmate I de l'abdomen, proche du segment thoracique alifère, est hypertrophié.

FIG. 3. — Thoraco-abdominal junction in Eneapaussus howa *(Dohrn) (Paussidae), right side, external view. Note the presence of a sclerotized vestige of the ventrite I* (v.I), *located at the thoraco-abdominal junction, against the metathoracic pleurons. The spiracle I of the abdomen, near the aliferous thoracic segment, is hypertrophied.*

également un passage transitionnel de la segmentation primaire de la face dorsale à la segmentation secondaire de la face ventrale.

Chez les Omophronidae, une glande sécrétrice inédite débouche dans les membranes latéro-dorsales du segment VI. Il s'agit d'une autapomorphie de cette famille, non sans analogie avec les glandes défensives du segment VII des Coléoptères.

LA FACE VENTRALE DU PRÉABDOMEN

Chez les Adephaga, la face ventrale du préabdomen présente une « segmentation » secondaire, liée à la forte sclérification de l'enveloppe tégumentaire. Trois caractéristiques évolutives peuvent être dégagées.

1. La spécialisation des hanches métathoraciques, couchées sur les premiers segments du préabdomen, entraîne sur ceux-ci la formation de scrobes articulaires, ou « *cavités coxales* ». Ces dernières, évidemment au nombre de deux, affectent les trois premiers ventrites. La face ventrale du segment I est totalement membraneuse, excepté parfois des secteurs latéro-costaux (fig. 3). On ne peut observer de ventrite I. Le ventrite II est tripartite. La portion médiane, logée entre les hanches

Source : MNHN, Paris

métathoraciques, est réduite à un sclérite de faibles dimensions nommé *triangle intermétacoxal*. Le ventrite III est indivis mais entamé sur sa marge antérieure par les deux cavités coxales membraneuses.

2. Les premiers ventrites du préabdomen, immobiles, se soudent ou fusionnent entre eux. Les ventrites II et III sont toujours soudés, la ligne de suture apparente. Les ventrites III et IV sont soudés (par exemple la plupart des Cicindelidae) ou fusionnés, partiellement (fusion médiane, fig. 4 ; fusion latérale, fig. 112) ou totalement (fig. 6).

3. Le ventrite VII tend à se dilater vers l'arrière et « porte » littéralement le postabdomen télescopé. Cette différenciation est visible chez tous les représentants du sous-ordre, à l'exception notable des Gyrinidae, des mâles de Cicindelidae et des Brachinidae dont le caractère d'apparence plus primitive du ventrite VII serait une acquisition secondaire liée à une mobilité accrue de l'abdomen.

Ces trois caractéristiques de la sclérification ventrale de l'abdomen adéphagien aboutissent à la constitution d'un type morphologique particulier à ce sous-ordre (JEANNEL & PAULIAN, 1944 : 68). La fixité de cette structure est remarquable dans l'ensemble des familles. Chez les Rhysodidae cependant, les hanches métathoraciques sont davantage écartées et le triangle intermétacoxal plus développé que chez aucun autre Adephaga. Cette condition apparaît plésiomorphe car la réduction des premiers ventrites de l'abdomen est une tendance évolutive générale à tous les Coléoptères, observable de façon parallèle dans toutes les lignées, et l'on imagine mal chez les Rhysodidae un retour vers une condition plus primitive, avec arceau ventral II moins différencié. Cette famille représenterait ainsi le groupe-frère des autres Adephaga (DEUVE, 1988a), bien que cette interprétation ait été contestée auparavant par BELL & BELL (1962).

Les Gehringiidae présentent aussi des caractères d'apparence primitive de la face ventrale du préabdomen. Le triangle intermétacoxal du ventrite II est absent, mais les hanches métathoraciques sont écartées de sorte que la marge antérieure intercoxale du ventrite III est plus large qu'elle ne l'est chez les autres Adephaga, Rhysodidae exceptés.

Enfin, chez de très nombreux Hydradephaga les sclérites ventraux sont semblables à ceux des familles terrestres de Carabiques, mais le triangle intermétacoxal du ventrite II est régressé (il est absent par exemple chez *Dytiscus marginalis*).

LE POSTABDOMEN ET LES GENITALIA FEMELLES

En principe appartiennent au postabdomen les segments VIII à XI, suivis du telson. Chez les Coléoptères, le segment XI est toujours indistinct, secondairement disparu ; il n'en sera donc pas question ici. Le telson, ou pygidium, est représenté par un cône membraneux périanal, ou périprocte, de peu d'intérêt en morphologie comparée.

Chez tous les insectes, qui sont opisthogonéates, le postabdomen est caractérisé par une différenciation de ses segments liée à la fonction génitale. Dans le sexe femelle, le gonopore primaire est situé sur la face ventrale du segment VII, non loin du segment VIII ; dans le sexe mâle, le gonopore primaire est situé sur la face ventrale du segment X, non loin du segment IX. Il est remarquable de constater combien l'élaboration de structures spécialisées consécutives aux modalités de la reproduction ont modifié les segments environnant le gonopore. Il en a résulté d'une part une différenciation particulière de *chaque* segment du postabdomen ; d'autre part la persistance de formations d'origine appendiculaire, généralement absentes du préabdomen, qui ont été investies par la fonction génitale.

La tendance évolutive de l'abdomen des Hexapodes va vers une réduction de la longueur de ce tagme et du nombre des segments constitutifs. Il est évident que l'état opisthogonéate limite cette réduction. Chez les insectes femelles, le gonopore primaire est situé sur le segment VII, mais les segments VIII et IX participent à l'élaboration de structures spécialisées liées aux mécanismes d'accouplement, de fécondation, et de ponte. Ces segments se maintiennent toujours, plus ou moins, tandis que le segment X régresse fréquemment chez les femelles des insectes supérieurs. Chez les

Source : MNHN, Paris

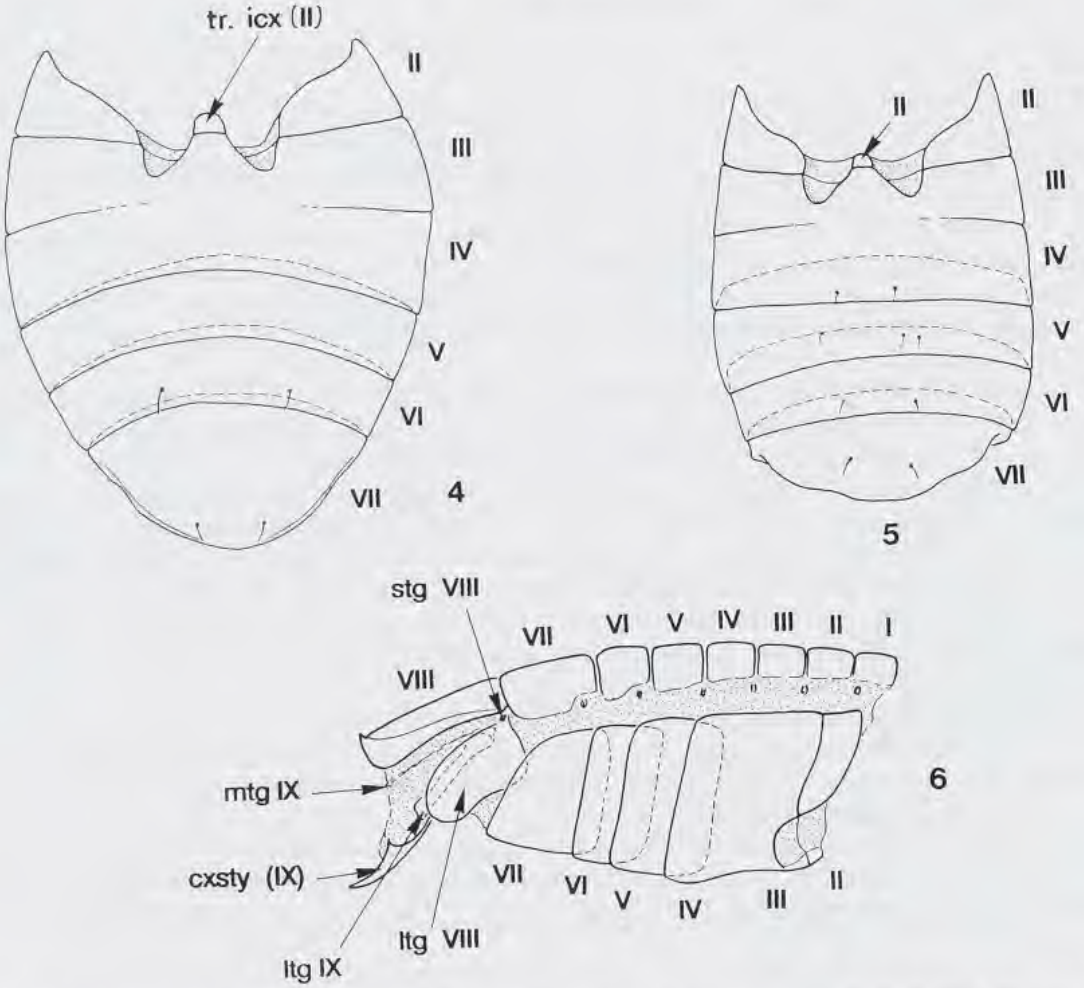


FIG. 4-6. — Morphologie de l'abdomen de deux Coléoptères Paussidae, *Metrius contractus* Eschscholtz et *Eneapaussus howa* (Dohrn).

4 : *Metrius contractus* Eschscholtz. Face ventrale du préabdomen, vue externe.
Abdomen typique d'un Coléoptère Adephaga (cf. JEANNEL & PAULIAN, 1944). Le segment I, non sclérifié, n'est pas visible mais est caché habituellement par les coxae métathoraciques, non représentées ici. Le ventrite II est divisé en trois secteurs sclérifiés : deux parties latérales et une partie médiane étroite, en pointe intermétacoxale. Les ventrites III et IV sont soudés voire partiellement fusionnés. Le ventrite VII, dilaté en arrière, est le dernier segment visible extérieurement. Il « porte » le postabdomen.

5 : *Eneapaussus howa* (Dohrn). *Idem.*
Mêmes caractéristiques principales que chez *Metrius*, mais moins sclérifié. L'abdomen chez cette espèce est aussi différemment conformé : plus allongé, la plus grande largeur déplacée en arrière sur le ventrite V. Les échancrures latérales visibles sur le ventrite VII correspondent à la position des orifices des glandes défensives lorsque le postabdomen est rétracté.

6 : *Eneapaussus howa* (Dohrn). Face latérale droite, vue externe. Femelle avec postabdomen en extension.
On peut remarquer :
— Les ventrites III et IV fusionnés.
— La présence de huit tergites dorsaux, le tergite VII faiblement allongé, le tergite VIII différencié en une vaste plaque (« pygidium » des coléoptéristes) qui recouvre dorsalement l'extrémité abdominale (abdomen de type nébridien) et peut se coapter avec le bord postérieur du ventrite VII. Le tergite IX, vestigial, est télescopé sous le médiotergite VIII.
— Le stigmate VIII présent entre le médiotergite VIII et le latérotergite VIII.

FIGS 4-6. — Morphology of the abdomen in two Paussidae (Coleoptera), Metrius contractus *Eschscholtz and* Eneapaussus howa *(Dohrn).*

4 : Metrius contractus *Eschscholtz. Ventral face of the preabdomen, external view.*
Typical abdomen of a Coleoptera Adephaga (cf. JEANNEL & PAULIAN, 1944). Segment I, unsclerotized, not visible but

Source : MNHN, Paris

mâles, les segments IX et X participent à l'élaboration de structures liées à l'accouplement. Ils se maintiennent donc, ne serait-ce que sous la forme des genitalia externes.

La « stratégie du cuirassage », qui caractérise les Coléoptères, entraîne souvent un télescopage des segments du postabdomen dans ceux du préabdomen. Ainsi, dans le sous-ordre des Adephaga, l'abdomen est « fermé » ventralement par l'arceau du segment VII, et dorsalement par le médiotergite VIII dans la plupart des cas, mais par le médiotergite IX chez les formes les plus primitives, et par le médiotergite VII chez les plus évoluées. Ce télescopage du postabdomen permet de le protéger tout en lui préservant une mobilité relative qui fait défaut aux segments préabdominaux et qui est nécessaire pour l'accouplement et la ponte.

Bien que le gonopore femelle soit situé sur la face ventrale, mais en position postérieure, du segment VII, ce dernier participe peu à la fonction génitale. Il est habituel de limiter le postabdomen aux segments VIII, IX, X (éventuellement le segment XI), et au telson. J'y inclurai toutefois la partie postérieure, membraneuse, du segment VII, qui seule est spécialisée (gonopore primaire, « entonnoir », spiculum ventrale).

Compte tenu du sujet du présent travail, c'est le postabdomen des femelles des Coléoptères Adephaga, qui servira de référence dans ce chapitre. L'abdomen des mâles sera succinctement traité dans un chapitre suivant, à titre de comparaison.

La face dorsale du postabdomen

La face dorsale du postabdomen des Adephaga est caractérisée par le télescopage des derniers urites et en conséquence, dans le cas des femelles, par la constitution d'un tube de ponte, rudimentaire ou développé. Les stigmates sont présents sur l'urite VIII, mais non ou peu entourés d'une membrane péritrémale. Comme chez tous les Insectes, ils sont absents sur les urites IX et X, qui sont généralement invaginés en position de repos dans les segments précédents.

Constituée d'une suite continue de médiotergites, cette face ne devrait pas poser de problèmes d'interprétation. Pourtant de nombreux auteurs ont discuté de la nature du sclérite dorsal interprété ici comme le médiotergite IX, mais que certains ont attribué au « tergite X ». Pour le reste, l'agencement des médiotergites postabdominaux a subi une évolution dont les différents termes se retrouvent parmi les Adephaga et rejoignent la délimitation des principales lignées phylétiques.

Problèmes d'homologies

Une simple observation du postabdomen permet souvent de reconnaître le médiotergite IX en contiguïté avec la marge postérieure du médiotergite VIII. Cet argument topographique aurait peut-être eu raison de toute question d'homologie, cependant de nombreux auteurs, à la suite de

---

normally concealed by the metathoracic coxae, which are not illustrated here. Ventrite II divided in three sclerotized parts : two lateral parts and a medial narrow part, forming an intermetacoxal point. Ventrites III and IV sutured or partly fused. The ventrite VII, dilated backwards, is the last externally visible segment. It « carries » the postabdomen.

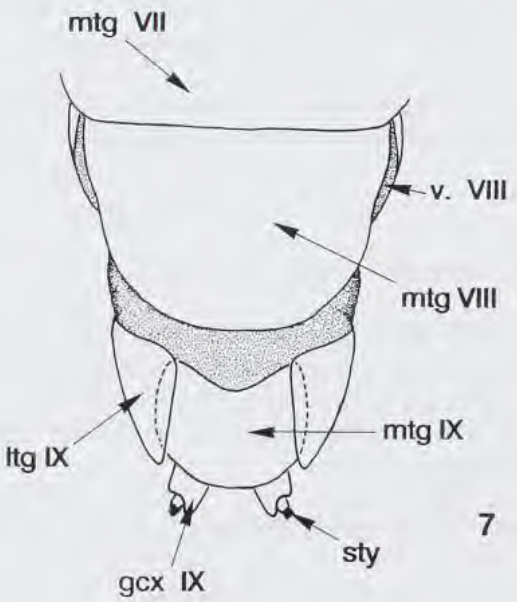
5 : Eneapaussus howa *(Dohrn). Name view.*
Same main characteristics as in Metrius, *but less sclerified. The abdomen of this species is also differently shaped : more elongate, the widest part posteriorly located on ventrite V. The lateral notches visible on ventrite VII correspond to the location of the defensive glands when the postabdomen is retracted.*

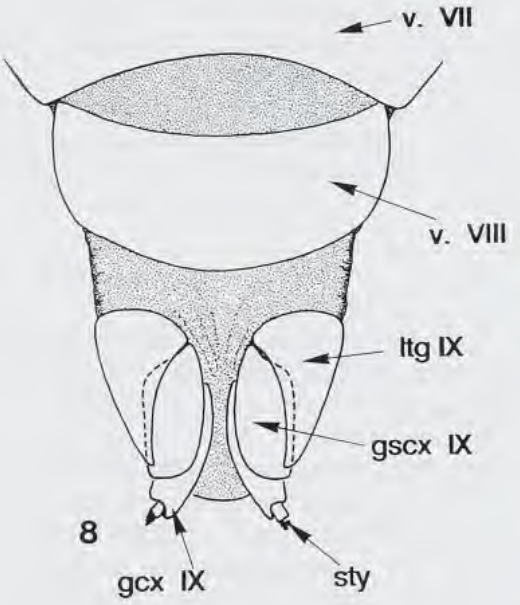
6 : Eneapaussus howa *(Dohrn). Right side, external view. Female with postabdomen in extension.*
Note :
— The fusion of ventrites III and IV.
— The presence of eight dorsal tergites, tergite VII weakly elongated, tergite VIII differentiated as a large plate (« pygidium » of coleopterists) which covers dorsally the abdominal extremity (abdomen of « nebridian type ») and shows coadaptation with the posterior margin of ventrite VII. Tergite IX vestigial, telescoped under mediotergite VIII.
— The presence of spiracle VIII between mediotergite VIII and laterotergite VIII.

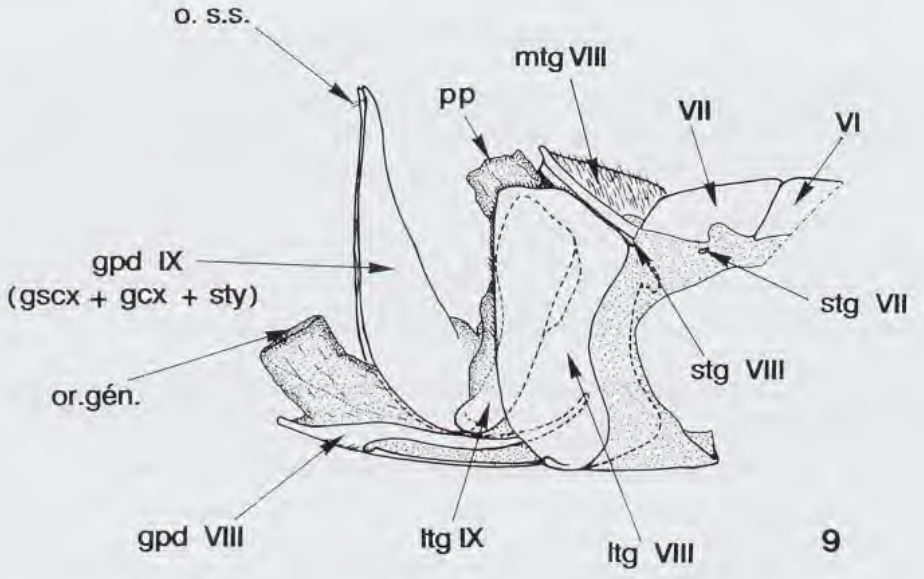
Source : MNHN, Paris

VERHOEFF (1918), ont interprété le médiotergite IX des femelles comme un « tergite X », et les latérotergites IX (voir plus loin p. 56, pour l'utilisation de ce terme) comme le « tergite IX » divisé en deux plaques latérales. Cette nomenclature des sclérites du postabdomen a été reprise en particulier, mais sans argumentation, par TANNER (1927), qui nomme *proctiger* le prétendu « tergite X » et *paraproctes* les deux moitiés latérales du « tergite IX ».

Plus récemment, l'étude des homologies dans le postabdomen des femelles a été reprise par BILS (1976) pour les Adephaga terrestres, et par BURMEISTER (1976) pour les familles aquatiques. Fondées sur les caractéristiques de la musculature, ces homologies méritent d'être discutées, d'autant plus que l'interprétation de VERHOEFF a été utilisée par BILS, mais non par BURMEISTER.







Source : MNHN, Paris

L'homologation du médiotergite IX à un « tergite X » (cas des Cicindelidae et Trachypachidae) ou à un « syntergite IX-X » (cas des autres familles) peut être défendue par deux arguments dont l'un a été explicitement pris en compte par BILS dans son étude. Il s'agit, quant au premier, de la présence de muscles « intersegmentaires » reliant le prétendu « tergite X » aux deux « hémitergites IX » et qui seraient donc des muscles longitudinaux dorsaux (« muscles n° 26 et 24 », BILS, 1976). Interpréter comme un médiotergite IX le sclérite médio-dorsal qui fait suite au méditergite VIII et s'intercale entre les deux latérotergites IX, revient au contraire à tenir ces mêmes muscles pour intratergaux, ce que BILS considère comme « *schwer zu erklären* ». Cependant, la règle qui interdirait l'existence de muscles reliant au sein d'un même segment le médiotergite aux latérotergites, est insuffisante face à ce qui peut apparaître comme une évidence topographique. Dans l'interprétation proposée par BILS, les muscles « n° 14, 15, 16 et 17 » relieraient des « coxosternites VIII » à des « latérotergites IX », ce qui n'est pas sans poser autant sinon davantage de problèmes.

Le second argument à l'appui de l'interprétation de VERHOEFF, TANNER et BILS, est la présence d'un muscle dorso-ventral reliant l'antecosta du prétendu « tergite X » au ventrite X sous-anal (« muscle n° 27 », BILS, 1976). L'existence de ce muscle pourrait indiquer une même appartenance segmentaire des deux sclérites. Les travaux de BURMEISTER (1976) sur les Hydradephaga ont montré cependant que des muscles comparables étaient présents à d'autres niveaux de la segmentation. Ainsi, il existe parfois un muscle reliant l'antecosta du médiotergite VIII aux gonocoxites IX (« muscle n° 27 », BURMEISTER, 1976) ou un muscle reliant l'antecosta du médiotergite VII aux latérotergites VIII (« coxosternites VIII », sensu BURMEISTER) (« muscle n° 10 », BURMEISTER, 1976). Dans ces conditions, rien n'interdit non plus la présence de muscles similaires reliant l'antecosta du médiotergite IX au ventrite X dont la nature est sans doute composite, latérotergale et coxosternale.

On peut penser que dans des structures aussi spécialisées que le postabdomen et son appareil ovipositeur, l'étude de la musculature ne permet pas à elle seule d'établir les homologies des différents territoires segmentaires. La règle, souvent utilisée d'une façon dogmatique, selon laquelle les muscles restent intrasegmentaires, et qui n'admet pas de muscles intratergaux (reliant médiotergite dorsal et latérotergites ventraux), doit être remise en question ou modulée, faute de quoi les interprétations proposées pour les homologies des sclérites du postabdomen ne pourront être acceptées et ne seront

FIG. 7-9. — Postabdomen femelle en extension, chez un Coléoptère Polyphaga et chez un Adephaga.

7 : *Silpha* sp. (Coleoptera Polyphaga, Silphidae). Face dorsale. Vue externe.
— Les latérotergites IX tendent à recouvrir dorsalement les marges latérales du médiotergite.

8 : le même, face ventrale, vue externe.
— Les latérotergites VIII sont fusionnés et forment un arceau ventral indivis, ou synsclérite latérotergal.
— Les gonocoxites ne sont pas situés dans le prolongement des gonosubcoxites mais partiellement télescopés dans ceux-ci. Les gonostyles, vestigiaux, sont réduits à un seul article à extrémité plurisétulée.

9 : *Agabetes acuductus* (Harris) (Coleoptera Adephaga, Dytiscidae). Face latérale droite, vue externe.
— Les gonopodes VIII et IX sont développés et forment un ovipositeur dont les appartenances segmentaires demeurent apparentes. Gonosubcoxite IX et gonocoxite IX sont fusionnés, sans trace de suture. Le gonostyle n'est plus visible, son emplacement est seulement marqué par la présence d'un « organe sétulé subapical ».
— L'orifice génital est épitopique, distinctement situé entre les gonopodes VIII et IX.
— Les latérotergites VIII sont séparés par la base des gonopodes VIII.

FIGS 7-9. — Female postabdomen in extension in a Polyphaga and an Adephaga (Coleoptera).

7 : Silpha *sp. (Coleoptera Polyphaga, Silphidae). Dorsal face, external view.*
— *Laterotergites IX dorsally covering the lateral margins of the mediotergite.*

8 : Idem, *ventral face, external view.*
— *Laterotergites VIII are fused and form a single ventral arch, or « laterotergal synsclerite ».*
— *The gonocoxites do not run on from the gonosubcoxites, but are partly telescoped into them. Gonostyles vestigial, reduced to a single segment with plurisetose extremity.*

9 : Agabetes acuductus *(Harris) (Coleoptera Adephaga, Dytiscidae). Right side, external view.*
— *Gonopods VIII and IX are developed and constitute an ovipositor the segmentary belongings of which are apparent. Gonosubcoxite IX and gonocoxite IX are fused without any sign of suture. Gonostylus no longer visible, its location being only indicated by the presence of a « subapical setose organ ».*
— *The genital opening is epitopic, distinctively located between gonopods VIII and IX.*
— *Laterotergites VIII separated by the bases of gonopods VIII.*

Source : MNHN, Paris

jamais cohérentes. On sait d'ailleurs que les muscles squelettiques des Insectes sont susceptibles de déplacer de façon active leur point d'insertion au cours de la métamorphose (WILLIAMS *et al.*, 1984). Pourquoi dans ces conditions ne pourraient-ils pas s'être déplacés d'un sclérite à l'autre, voire d'un segment à l'autre, au cours de l'évolution ?

Les différents types abdominaux chez les Adephaga

L'évolution de la morphologie de la face dorsale du postabdomen concerne le nombre des urites visibles et leurs différents degrés de téléscopage. Chez les formes les plus primitives pour ce caractère, le dernier médiotergite apparent est le IX. Chez les Adephaga les plus évolués, le médiotergite VII recouvre totalement le postabdomen et se coapte au bord postérieur du ventrite VII pour fermer en arrière l'extrémité abdominale. Tous les états intermédiaires existent entre ces deux cas extrêmes et représentent autant d'étapes dans l'évolution orthogénétique de ce tagme.
Cette importante variabilité morphologique n'a pourtant guère été utilisée à des fins de systématique ou d'études phylogénétiques. La raison en est tout simplement que les élytres cachent ces caractères sur les spécimens conservés à sec dans les collections entomologiques. On doit toutefois à VERHOEFF (1918) les premières — mais bien sûr insuffisantes — observations sur ce sujet. Cet auteur a décrit différents degrés d'invagination du médiotergite VIII et la présence d'apophyses d'attaches musculaires en prolongement de la marge antérieure de ce sclérite. Il a noté que ces dernières étaient développées chez *Platynus, Molops, Chlaenius, Pterostichus* (Harpalidae), mais courtes chez *Aptinus* (Brachinidae) et absentes chez *Carabus* (Carabidae).

Davantage de précisions ont été apportées par BILS (1976), qui a examiné 65 genres d'Adephages Terrestres pour étudier la musculature du postabdomen des femelles. Cet auteur a décrit le médiotergite VIII comme non invaginé chez tous les « Carabiques inférieurs », à l'exception des Cicindelidae, Omophronidae et Carabidae, et au contraire comme invaginé chez les « Carabiques supérieurs » dans lesquels il range les Brachinidae. On comprend déjà à ces lignes qu'il existe des corrélations entre l'état d'évolution de ce caractère et les délimitations des principales lignées phylétiques du sous-ordre.

L'observation de la face dorsale de l'extrémité abdominale permet en fait de distinguer trois types morphologiques fondamentaux qui sont bien caractérisés et correspondent à des lignées ou des groupements de lignées distincts.

Le type carabidien (fig. 10 et 11).

Dans ce type, le dernier médiotergite apparent est le IX. Le médiotergite VIII est partiellement invaginé mais sa marge antérieur ne présente nulle différenciation d'apophyses d'attaches musculaires. Le médiotergite VII est allongé, en partie télescopé dans le VI. Ce dernier n'est pas différencié.

Ce type abdominal s'observe chez la femelle des Siagonidae (fig. 10) et des Carabidae (fig. 11). Il est tentant de le tenir pour primitif puisque la face dorsale de l'urite IX est apparente, c'est-à-dire située en position externe. C'est aussi chez ces deux familles et chez les Cicindelidae qu'il existe chez le mâle un médiotergite X individualisé. L'évolution similaire des médiotergites VII et VIII chez la femelle des Siagonidae et des Carabidae pourrait aussi être interprétée comme une synapomorphie. Cependant, ces structures correspondent à l'élaboration d'un tube de ponte télescopique, caractère hautement adaptatif, et peuvent être apparues de façon parallèle dans deux lignées éloignées. De même, les deux longues apophyses qui prolongent en avant les latérotergites VIII chez *Siagona* et *Carabus* ont été utilisées par BILS (1976) pour réunir ces deux genres dans un groupe monophylétique. Elles ne sont pourtant pas présentes dans le genre néotropical *Enceladus* (Siagonidae), dont l'abdomen est plus primitif, et n'appartiennent donc pas au plan de base de l'une des deux familles.

Il semble que l'abdomen de type carabidien soit primitif chez les Carabidae tandis qu'il pourrait dériver du type nébridien chez les Siagonidae comme l'indique la marge postérieure arrondie en demi-cercle du médiotergite VIII.

Source : MNHN, Paris

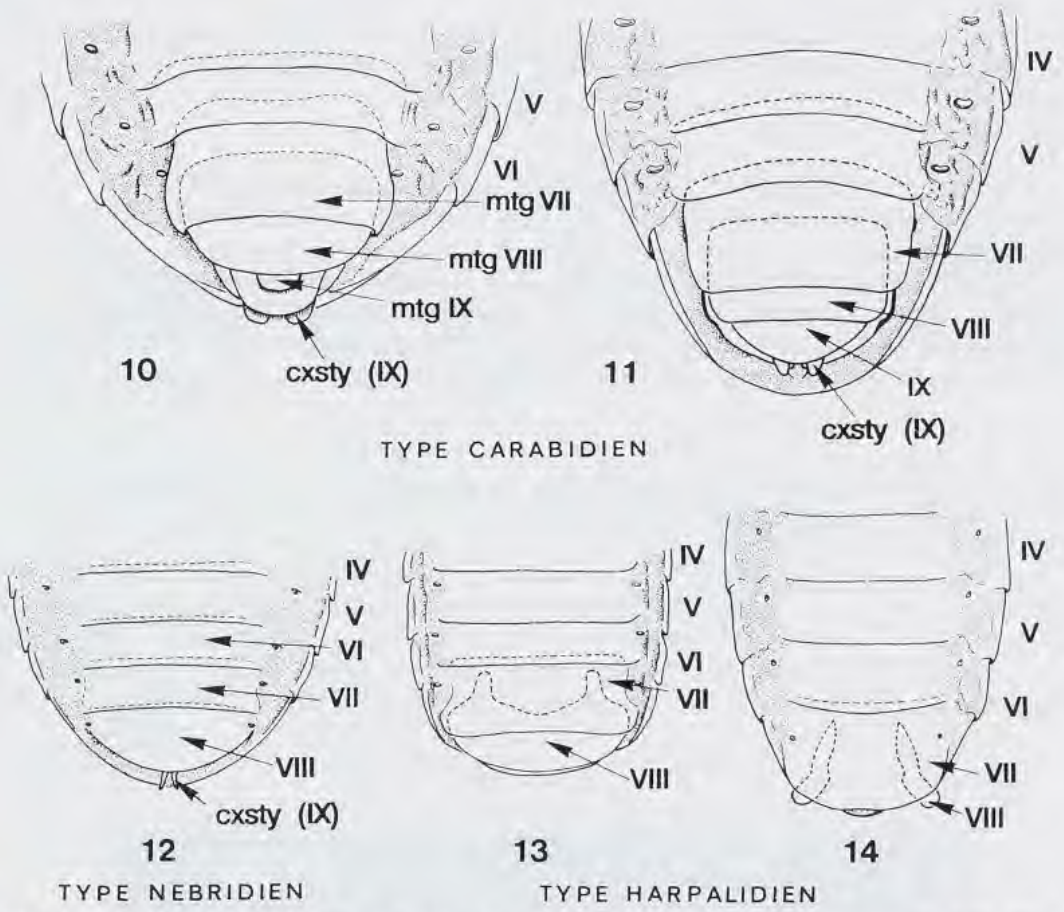


FIG. 10-14. — Principaux types abdominaux chez les Coléoptères Adephaga (vues dorsales). Ces évolutions sont orthogénétiques, ou clinales : dans la forme la plus plésiomorphe, le dernier médiotergite apparent est le IX, dans la forme la plus apomorphe il s'agit du VII[ème], le VIII[ème] est alors réduit à deux petits épitergites mobiles. — **10** : *Luperca goryi* (Guérin) (Siagonidae). — **11** : *Carabus auronitens* F. (Carabidae). — **12** : *Eurynebria complanata* (L.) (Nebriidae). — **13** : *Abax contractus* (Heer) (Harpalidae). — **14** : *Peliocypas insularis* Fairmaire (Harpalidae).

FIGS 10-14. — Main abdominal types in the Adephaga (dorsal views). These evolutionary processes are orthogenetic, or clinal. In the most plesiomorphic state, the last apparent mediotergite is the IXth, while in the most apomorphic state it is the VIIth. The VIIIth is then reduced to two small but mobile epitergites. — **10** : Luperca goryi *(Guérin) (Siagonidae).* — **11** : Carabus auronitens *F. (Carabidae).* — **12** : Eurynebria complanata *(L.) (Nebriidae).* — **13** : Abax contractus *(Heer) (Harpalidae).* — **14** : Peliocypas insularis *Fairmaire (Harpalidae).*

Le type nébridien (fig. 12).

Dans ce type, le dernier médiotergite apparent est le VIII, plus ou moins différencié, qui « ferme » dorsalement l'extémité abdominale, mais n'est nullement invaginé. Le médiotergite VII est indifférencié, semblable au VI.

Ce type abdominal est visible de façon constante et très caractérisée chez les Rhysodidae, Hydradephaga, Trachypachidae, Omophronidae, Nebriidae, Loriceridae, Elaphridae, Migadopidae, Paussidae, Gehringiidae, Hiletidae, et Promecognathidae. Le médiotergite VII est plésiomorphe (bien que curieusement raccourci chez les Gehringiidae), mais en revanche le différenciation similaire du médiotergite VIII pourrait être interprétéé (avec les réserves d'usage) comme synapomorphie pour tout ou partie de cet ensemble de familles.

Source : MNHN, Paris

L'abdomen est d'un type nébridien mal caractérisé chez les Scaritidae, Apotomidae et quelques Psydridae, c'est-à-dire que le médiotergite VIII est moins différencié. Chez les Melaenidae, le médiotergite VIII est partiellement invaginé, sans apophyses d'attaches musculaires chez *Cymbionotum*, avec deux longues apophyses divergentes chez la femelle de *Melaenus*.

Le type harpalidien (fig. 13 et 14).

Dans ce type, le médiotergite VIII est partiellement (fig. 13), ou totalement (fig. 14), invaginé, avec deux apophyses d'attaches musculaires sur le bord antérieur. Le médiotergite VII a généralement subi aussi une élongation.

Ce type abdominal est visible seulement chez quelques Psydridae et chez les Broscidae, Trechidae et Harpalidae. C'est la conformation la plus évoluée puisque l'urite VIII tend à s'invaginer complètement et acquiert de ce fait une plus grand mobilité autonome qui, on le verra, le rend disponible pour une association avec les organes défensifs « pygidiaux ».

Autres types.

Deux familles seulement n'entrent pas dans les trois grands types abdominaux qui viennent d'être définis, par suite de spécialisations particulières.

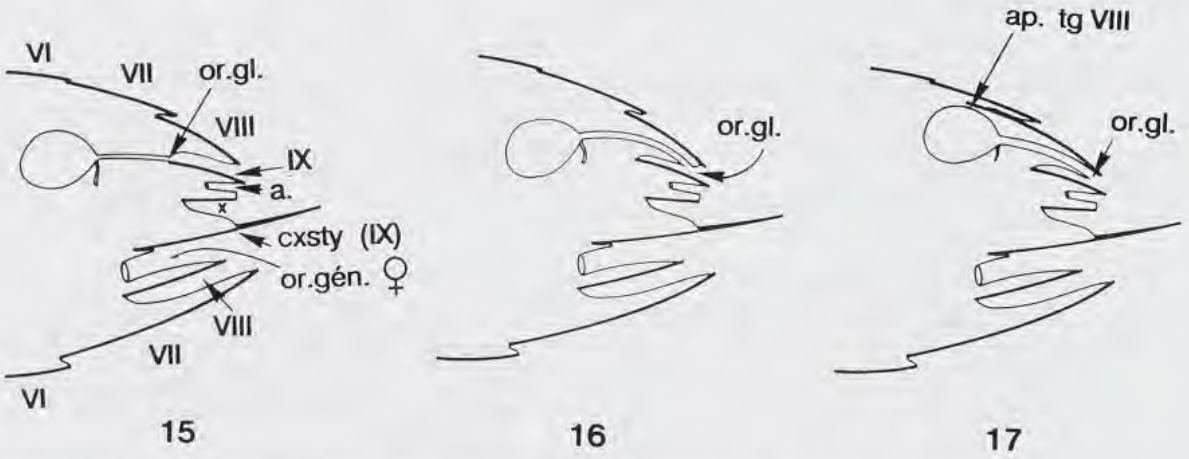


FIG. 15-17. — Schémas de la segmentation du postabdomen chez les femelles de Coléoptères Adephaga.
Noter que le ventrite VIII est toujours totalement télescopé dans le VII, tandis que le médiotergite VIII dorsal ne l'est, partiellement, que chez les Carabiques « supérieurs » (fig. 17).

15 : chez les Carabiques « inférieurs » et les Hydradephaga, l'orifice des glandes de défense (*or.gl.*) est situé contre le bord antérieur du médiotergite IX.

16 : chez les Psydridae et Trechidae, l'orifice des glandes est « intersegmentaire », situé sur la membrane mais non loin du médiotergite VIII.

17 : chez les Carabiques « supérieurs » (Harpalidae), l'orifice des glandes est accolé et solidaire du bord postérieur du médiotergite VIII.

FIGS 15-17. — Diagrams of postabdomen segmentation in female Adephaga.
Note that ventrite VIII is always completely telescoped into the VIIth, while the dorsal mediotergite VIII is partly telescoped only in « higher » carabids (fig. 17).

15 : *In « lower » carabids and Hydradephaga, the orifices of the defensive glands* (or.gl.) *are located against the anterior margin of mediotergite IX.*

16 : *In Psydridae and Trechidae, the orifices of the glands are « intersegmentary », being located on the membrane but not far from mediotergite VIII.*

17 : *In « higher » carabids (Harpalidae), the orifices of the glands are associated with the posterior margin of mediotergite VIII.*

Source : MNHN, Paris

— Chez les Cicindelidae, le dernier tergite apparent de la femelle est le VII. L'urite VIII est très profondément invaginé et participe à la formation d'un long tube de ponte télescopique. Chez le mâle, le dernier tergite apparent est le VIII.

— Chez les Brachinidae, dans les deux sexes le dernier sclérite apparent est limité à la marge postérieure du médiotergite VIII. Cet urite est en grande partie télescopé dans le segment VII.

La position de l'orifice des glandes de défense

En liaison avec celle de l'extrémité abdominale, la position de l'orifice externe des glandes « pygidiales » de défense suit une évolution au sein des Coléoptères Adephaga. On peut dire en schématisant que ces glandes, formées sur la membrane « intersegmentaire » VIII-IX, sont associées à l'urite IX s'il est le premier segment mobile, ou à l'urite VIII si c'est ce dernier qui est invaginé et donc lui-même capable d'une certaine mobilité autonome. Bien entendu, dans le cadre de la segmentation primaire de l'abdomen, les glandes de défense conservent toujours leur appartenance métamérique au segment VIII à quelqu'urite qu'elles soient associées.

Une description détaillée, par familles, des glandes pygidiales des Coléoptères Carabiques a été donnée par FORSYTH (1972). Chaque glande est formée d'une partie sécrétrice, composée de cellules groupées en acini ; et d'une partie évacuatrice avec des canaux collecteurs plus ou moins ramifiés, un collecteur principal, un réservoir à parois musculeuses, un canal efférent unique. D'éventuelles contractions du réservoir provoquent l'éjection des produits défensifs (acides organiques, dérivés quinoniques, etc.), soit sous forme d'aérosols, soit sous forme d'un jet dirigé. Chez les Paussidae et les Brachinidae, une oxydation catalytique des hydroquinones porte les produits sécrétés à très haute température (ANESHANSLEY *et al.*, 1969). Enfin, chez certains Hydradephaga, ont été mises en évidence

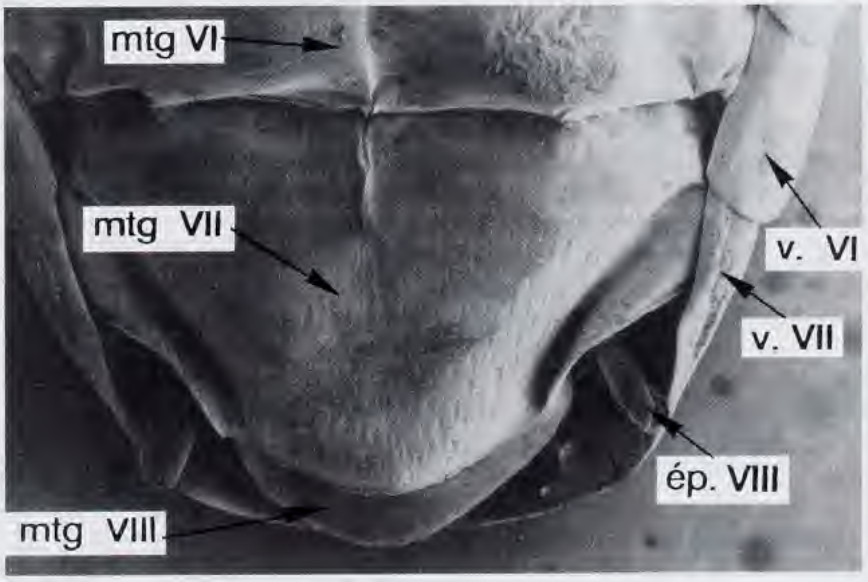
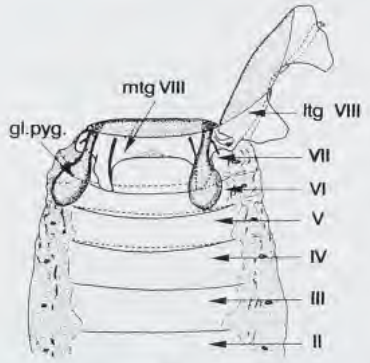


FIG. 18. — Abdomen de type harpalidien chez *Amorphomerus raffrayi* (Chaudoir). Noter la présence des épitergites bien individualisés.

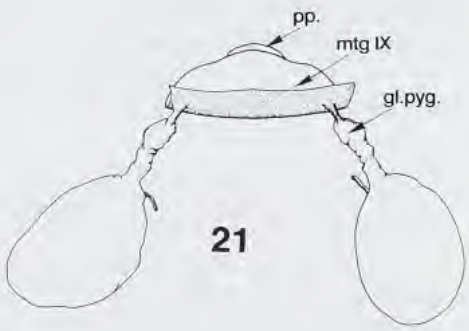
FIG. 18. — Abdomen of harpalidian type in Amorphomerus raffrayi *(Chaudoir). Note the presence of well individualized epitergites.*

Source : MNHN, Paris

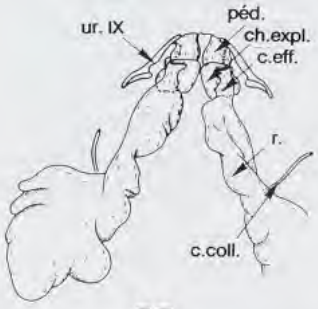


19

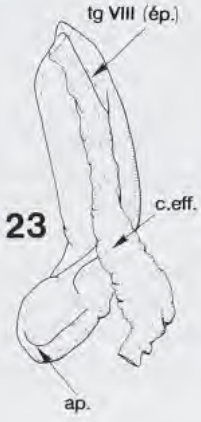
20



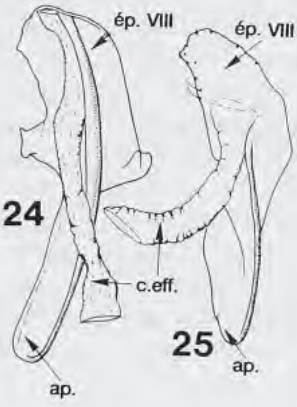
21



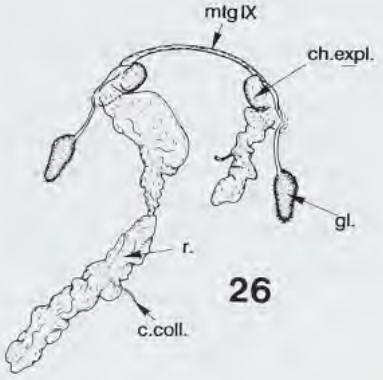
22



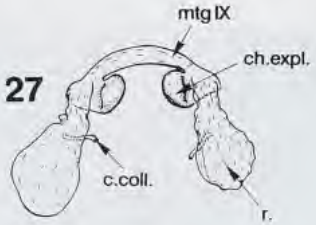
23



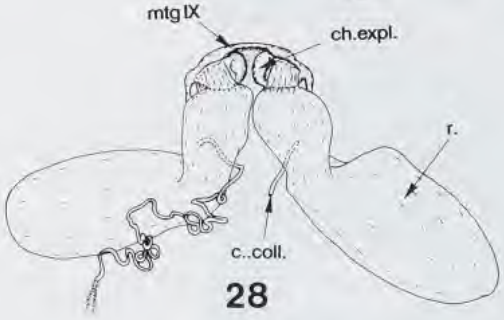
24 25



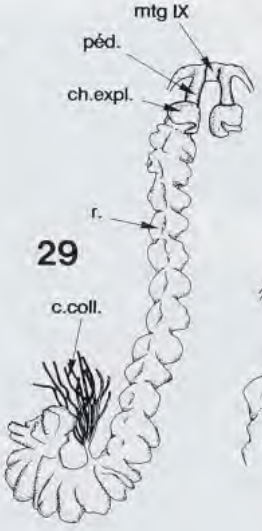
26



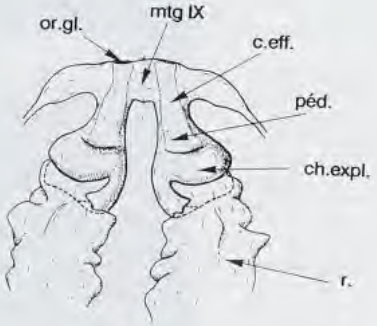
27



28



29



30

Source : MNHN, Paris

les propriétés fongicides et antimicrobiennes des substances émises, ainsi que leur rôle hydrofuge lié aux possibilités de vie aquatique (SCHILDKNECHT, 1970; DETTNER, 1985).

Chez tous les « Carabiques inférieurs » correspondant aux types abdominaux carabidien et nébridien (à l'exception des Gehringiidae), ainsi que chez les Hydradephaga, les Cicindelidae, les Rhysodidae, les Scaritidae, les Broscidae et quelques Psydridae (*Psydrus*, *Nomius*), les glandes sont associées au bord antérieur de l'urite IX (FORSYTH, 1972), c'est-à-dire que les canaux efférents, un de chaque côté de l'insecte, débouchent contre des sclérites (médiotergite ou latérotergite) de ce segment secondaire. Cette association de l'appareil glandulaire à la mobilité de l'urite IX prend parfois les traits d'une véritable participation de ce dernier à la constitution d'un organe de défense spécialisé. Un exemple est celui des Carabidae (*Cychrus, Pamborus, Calosoma, Carabus, Ceroglossus*) où chaque canal efférent débouche dans un alvéole caractéristique du latérotergite IX, d'ailleurs déjà décrit et dessiné par VERHOEFF (1918), mais un autre bien meilleur est celui des Paussidae et Brachinidae où l'urite IX participe à l'élaboration des « chambres d'explosion », lieu des réactions exothermiques d'oxydation catalytique.

Chez les Apotomidae, l'orifice de chaque canal efférent est situé non plus contre l'urite IX, mais contre la marge postérieure du médiotergite VIII. Il en est de même chez les Gehringiidae. Contrairement aux familles qui vont suivre, ce sclérite n'est cependant nullement invaginé ni ne présente d'apophyses d'attaches musculaires à son bord antérieur.

En effet, chez certains Psydridae et chez les Trechidae l'orifice des glandes est placé, comme il se doit, sur la membrane « intersegmentaire » VIII-IX, mais non loin du médiotergite VIII sans toutefois y être accolé (fig. 16 et 21). Le médiotergite est alors faiblement invaginé tandis que se différencient deux courtes apophyses antérieures.

Enfin, les Harpalidae ou « Carabiques supérieurs » forment le groupe le plus diversifié et représentent à eux seuls plus de 55 % des Adephages terrestres. Ils sont notamment caractérisés par un abdomen de type harpalidien, dont le médiotergite VIII est davantage invaginé sous le VII que dans le groupe précédent et présente à son bord antérieur deux apophyses carénées. De ce fait, le médiotergite acquiert une grande mobilité et est associé aux glandes pygidiales dont les orifices sont situés à l'angle latéro-postérieur (fig. 19, 94 et 95).

Alors que chez les « Carabiques inférieurs » l'urite IX se différencie parfois pour participer à la fonction de défense, chez les Harpalidae c'est l'urite VIII qui peut subir une spécialisation dans ce sens.

FIG. 19-30. — Association des glandes de défense selon les cas à l'urite VIII ou IX chez les Coléoptères Adephaga. — 19, *Oodes helopioides* (F.) (Harpalidae), association au tergite VIII. — 20, *Physea tomentosa* Chaudoir (Paussidae), association au tergite IX. — **21** : *Synechostictus dahli* (Dejean) (Trechidae), situation « intersegmentaire ». — **22** : *Mastax thermarum* (Stevens) (Brachinidae), différenciation sur l'urite IX de chambres d'explosion pédonculées. — **23** : *Amorphomerus raffrayi* (Chaudoir) (Harpalidae), épitergite gauche différencié à partir du médiotergite VIII. — **24** : *Agra cancellata* Dejean (Harpalidae), *idem*. — **25** : *Peliocypas insularis* Fairmaire (Harpalidae), *idem*. — **26** : *Platyrrhopalus denticornis* (Donovan) (Paussidae), différenciation du mèdiotergite IX, chambres d'explosion non pédonculées situées en positions latérales. Le réservoir droit est ici atrophié. — **27** : *Metrius contractus* Eschscholtz (Paussidae), chambres d'explosion non pédonculées situées en positions sublatérales. — **28** : *Mystropomus subcostatus* Chaudoir (Paussidae), chambres d'explosion non pédonculées situées en positions paramédianes ; réservoirs volumineux ; canal collecteur simple. — **29** : *Pheropsophus fastigiatus* (L.) (Brachinidae), chambres d'explosion pédonculées, situées en positions paramédianes ; réservoir allongé et plissé ; canal collecteur ramifié. — **30** : *Idem*, détail des chambres d'explosion pédonculées.

FIGS 19-30. — Association of the defensive glands with either urite VIII or IX within the Adephaga. — **19** : Oodes helopioides *(F.) (Harpalidae), association with tergite VIII.* — **20** : Physea tomentosa *Chaudoir (Paussidae), association with tergite IX.* — **21** : Synechostictus dahli *(Dejean) (Trechidae), « intersegmentary » location.* — **22** : Mastax thermarum *(Stevens) (Brachinidae), differentiation of petiolate explosion chambers on urite IX.* — **23** : Amorphomerus raffrayi *(Chaudoir) (Harpalidae), left epitergite differentiated from the mediotergite VIII.* — **24** : Agra cancellata *Dejean (Harpalidae)*, idem. — **25** : Peliocypas insularis *Fairmaire (Harpalidae)*, idem. — **26** : Platyrrhopalus denticornis *(Donovan) (Paussidae), differentiation of the mediotergite IX : un-petiolate explosion chambers located laterally ; the right reservoir is here atrophied.* — **27** : Metrius contractus *Eschscholtz (Paussidae) : un-petiolate explosion chambers located sub-laterally.* — **28** : Mystropomus subcostatus *Chaudoir (Paussidae), un-petiolate explosion chambers in a submedial location ; voluminous reservoirs ; single collector duct.* — **29** : Pheropsophus fastigiatus *(L.) (Brachinidae), petiolate explosion chambers in a submedial location ; reservoirs elongated and creased ; collector duct ramified.* — **30** : Idem, *detail of the petiolate explosion chamber.*

Source : MNHN, Paris

Dans certains cas, le médiotergite VIII des Harpalidae est divisé en deux hémitergites par une aire membraneuse médiane, par exemple chez *Pseudomasoreus* (fig. 104), *Pentagonica* (fig. 106), *Eurydera* (fig. 109). Le dernier médiotergite apparent est alors souvent le VII (fig. 14), de sorte que les hémitergites VIII, très profondément invaginés, ont acquis une très grande mobilité en rapport avec leur nouveau rôle défensif. Seul fait saillie l'angle latéral, à l'extrémité duquel est situé l'orifice de l'appareil glandulaire.

Chez *Amorphomerus*, la participation du médiotergite VIII à la constitution d'un organe de défense spécialisé atteint un stade extrême. Déjà JEANNEL (1948 : 731) avait noté la présence chez ces insectes africains de petits sclérites abdominaux qu'il avait homologués à des styles, visibles dans les deux sexes (fig. 18). Il s'agissait en fait des parties latérales du médiotergite VIII, qui se sont désolidarisées du secteur médian et ont par conséquent acquis une mobilité autonome (fig. 23 et 96). Les apophyses d'attaches musculaires carénées, caractéristiques de la famille des Harpalidae, font partie de ces petits sclérites mobiles pour lesquels j'ai proposé le nom d'*épitergites* (DEUVE, 1988a) afin de mieux souligner leur singularité morpho-fonctionnelle. Il est à noter que ce terme est descriptif, qu'il ne s'applique pas à un sclérite d'une identité particulière, mais simplement à des portions latérales autonomes du médiotergite. L'association des glandes de défense à ces sclérites articulés permet évidemment de diriger dans l'espace les produits éjectés.

De tels épitergites, qui incluent l'apophyse tergale, peuvent être observés chez de nombreux Harpalidae appartenant à des lignées diverses et ont été obtenus de façon parallèle, ce qui témoigne de leur importance adaptative. On peut par exemple constater leur présence dans les genres *Agra* (fig. 24) et *Peliocypas* (fig. 25). En revanche chez *Euryperigona* (fig. 95), l'épitergite, plus simple, ne comprend pas l'apophyse, qui reste solidaire de la partie médiane du médiotergite VIII.

LA FACE VENTRALE DU POSTABDOMEN

La face ventrale du postabdomen des Adephaga femelles est marquée par la présence de l'appareil reproducteur. On y distingue des structures externes (formations squelettiques et appendiculaires) et des structures internes (voies génitales). La morphologie des premières s'explique par la morphogenèse des secondes, de sorte que leurs études ne peuvent être isolées.

Généralités sur les genitalia femelles des insectes

Les voies génitales ectodermiques

La morphogenèse des genitalia femelles a été étudiée par de nombreux auteurs à partir de l'observation du développement préimaginal. HEBERDEY (1931), puis SNODGRASS (1933), ont donné chacun une synthèse des résultats obtenus, qui ont conduit à une théorie générale de la formation des genitalia. Ces textes demeurent d'actualité dans leurs grandes lignes.

Tous les auteurs s'accordent pour attribuer au segment VII la localisation du gonopore primaire. Cette condition primitive s'observe sur l'imago des insectes les moins évolués, comme les Thysanoures. Chez les Ephéméroptères, l'orifice génital est pair : les deux oviductes latéraux débouchent par deux gonopores primaires dans la région postérieure du sternum VII. Chez les Dermaptères et quelques Orthoptéroïdes, un gonopore primaire unique, impair, est situé à l'arrière du sternite VII. Cette condition est dite *orthotopique*, l'orifice génital étant situé en concordance avec son origine initiale.

Cependant, chez les insectes plus évolués, on observe une *épitopie* de l'orifice génital : celui-ci est déplacé vers l'arrière, sur les segments VIII et IX, parfois même en arrière de l'urite IX. Ce recul de l'orifice génital femelle est connu dans son principe mais non dans ses modalités. Il est certain qu'il va de pair avec l'élaboration de structures « vaginales ».

Pour de nombreux auteurs, et SNODGRASS (1933) a développé cette conception, les voies

Source : MNHN, Paris

génitales ectodermiques des Insectes supérieurs sont plurisegmentaires. Trois invaginations fondamentales, ou « poches génitales », ont été observées. La première, située à l'arrière du sternum VII, correspond à la formation de l'oviducte commun et du gonopore primaire. Quelques insectes n'ont pas dépassé ce stade. La deuxième, située à l'arrière du sternum VIII, conduit au développement de structures vaginales et de la spermathèque. La troisième enfin, présente seulement chez quelques Hémiptères, chez les Mécoptéroïdes, chez les Névroptéroïdes et chez les Coléoptères, est localisée à l'arrière du sternum IX et serait responsable de la formation des glandes accessoires. Dans cette vision schématique, le raccordement des deux premières poches génitales, ou plus exactement la fusion de la première dans la seconde, aboutirait à l'abandon du gonopore primaire au profit d'un gonopore secondaire situé à l'arrière du sternum VIII. De même, le raccordement de tels genitalia bisegmentaires à la troisième poche génitale, rendrait fonctionnel un gonopore placé à l'arrière du sternum IX (SNODGRASS, 1933; WEBER, 1966).

Nous verrons avec l'exemple des Coléoptères Adephaga que ce schéma, qui vaut dans ses généralités, n'est pas exact dans le détail.

Genitalia externes

Si les études de la morphogenèse des voies génitales ont fait l'objet de plusieurs travaux importants au début de ce siècle, le problème des genitalia externes des femelles a fait couler de l'encre bien davantage et fut le sujet de discussions serrées, sinon de polémiques vives. On connaît en particulier celle qui opposa VERHOEFF (1893, 1897, 1898, 1902) à HEYMONS (1896a, 1896b, 1897, 1899) à propos de la nature appendiculaire ou non de ces terminalia et de leurs homologies éventuelles avec l'appendice typique des Arthropodes.

A l'exception de MATSUDA (1958, 1976), les auteurs considèrent aujourd'hui que les terminalia ventraux des segments VIII et IX de l'abdomen des femelles, sont des formations appendiculaires. Les questions demeurent parfois sans réponse pour ce qui concerne les homologies des différentes composantes. VERHOEFF (op. cit.), CRAMPTON (1917, 1918, 1929), SNODGRASS (1933), suivis de MICHENER (1944), GUSTAFON (1950), SCUDDER (1957a, 1957b, 1961a, 1961b), MATSUDA (1957, 1958, 1976), STYS (1959), SHAROV (1966), SMITH (1969), MICKOLEIT (1973, 1975), ROUSSET (1973) et BITSCH (1974a, 1979), ont contribué à une meilleure compréhension de ces structures. BIRCKET-SMITH (1984) a récemment proposé des conceptions originales sur la nature des appendices des insectes qui, si elles étaient confirmées, apporteraient des changements dans notre interprétation des genitalia.

Schématiquement, en reprenant le modèle de SNODGRASS (1933), les segments VIII et IX de l'abdomen des Ptérygotes femelles portent chacun une paire d'appendices.

L'appendice IX est le plus complet. Il comporte une pièce basale ou *valvifer* (qui correspondrait au protopodite de l'appendice arthropodien), prolongé en arrière par le *style* articulé (télopodite). Antéro-ventralement, le valvifer donne naissance à une expansion appendiculiforme, ou *gonapophyse*, dirigée vers l'arrière. L'appendice VIII est similaire, mais ne comporte jamais de style. Les valvifers VIII et IX sont respectivement nommés « *premiers* » et « *seconds valvifers* ». Les gonapophyses VIII, les gonapophyses IX, et les styles (IX), sont parfois connus sous les noms de « *première* », « *deuxième* » et « *troisième paire de valves* ».

Typiquement, l'ovipositeur des Ptérygotes est formé par la juxtaposition des valves les plus antérieures, c'est-à-dire des gonapophyses VIII et IX. Le gonopore est alors en principe situé au niveau ou en arrière de l'urite VIII, entre les bases des quatre gonapophyses.

L'épitopie accentuée des genitalia des Ptérygotes les plus évolués place le gonopore au niveau ou en arrière de l'urite IX. Associée à cette condition, on observe généralement une disparition des quatre gonapophyses et parfois même des valvifers VIII. Ce sont alors les 3èmes valves, ou *coxostyles* (2èmes valvifers + styles), qui font fonction d'ovipositeur atypique. C'est le cas des Coléoptères et des Névroptéroïdes. Dans des exemples plus évolués encore, le gonopore est situé en arrière de l'urite IX et les formations appendiculaires VIII et IX ont totalement régressé (Lépidoptères).

MICKOLEIT (1973 : 61, fig. 1) a donné une représentation de l'évolution de l'ovipositeur des Holométaboles, depuis la forme typique du plan de base, avec gonapophyses, jusqu'aux formes à

Source : MNHN, Paris

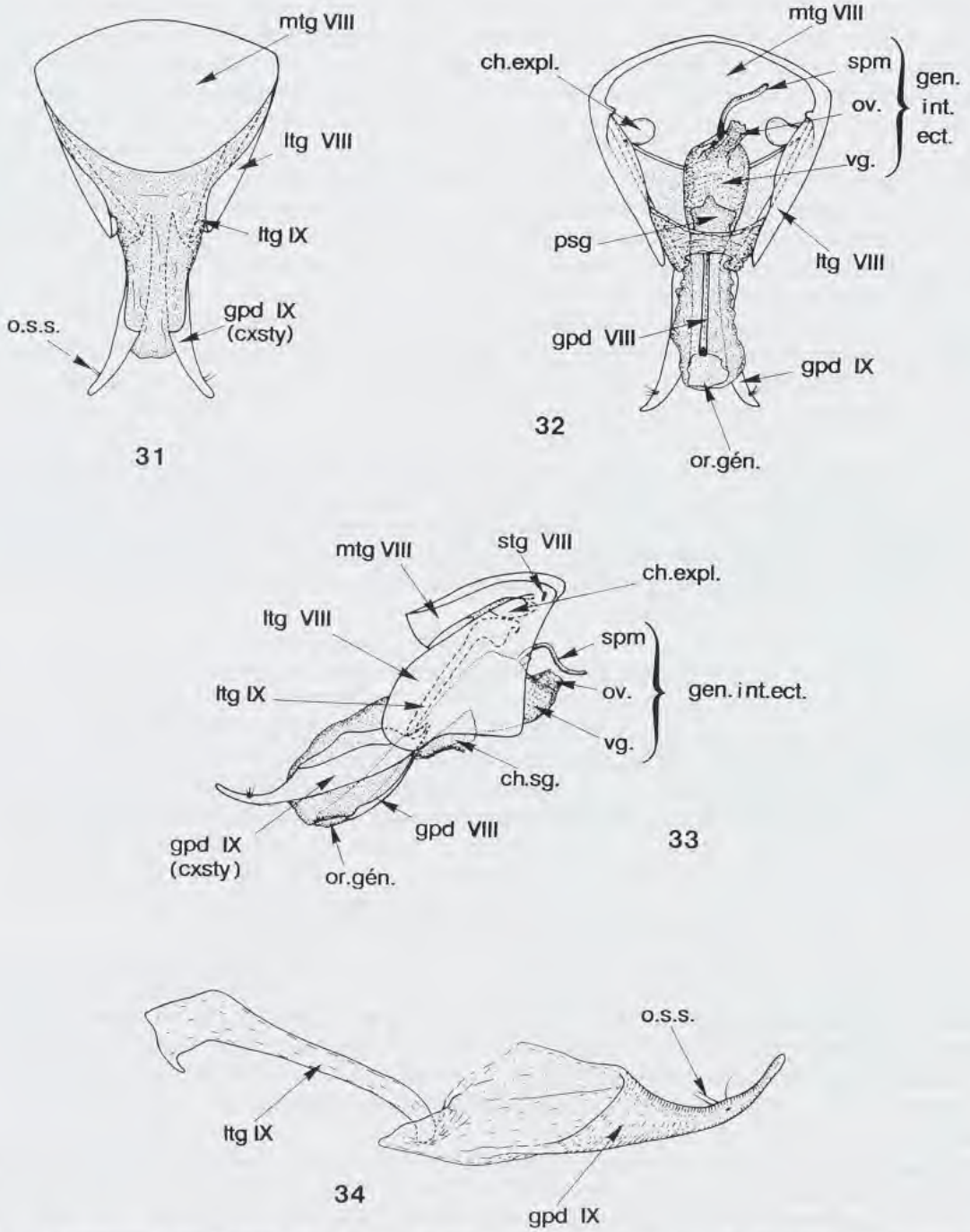


FIG. 31-34. — *Eneapaussus howa* (Dohrn). Morphologie du postabdomen de la femelle. — **31** : Postabdomen en extension, face dorsale. — **32** : *Idem*, face ventrale après ablation du ventrite VII. Noter la présence des gonopodes VIII sous la forme d'une longue baguette sclérifiée, paire, ainsi que d'une chambre sous-génitale (*ch.sg.*). — **33** : *Idem*, face latérale droite. Gonopodes VIII et chambre sous-génitale sont visibles. — **34** : Détail du latérotergite IX et du gonopode IX. Le coxostyle est monomère, le gonocoxite fusionné au gonosubcoxite.

FIGS 31-34. — Eneapaussus howa *(Dohrn). Morphology of the female postabdomen.* — **31** : *Postabdomen in extension, dorsal face.* — **32** : Idem, *ventral face after removal of ventrite VII. Note the presence of gonopods VIII as long paired sclerotized rods, and a subgenital chamber* (ch.sg.). — **33** : Idem, *right side. Gonopods VIII and the subgenital chamber are visible.* — **34** : *Detail of laterotergite IX and of gonopod IX. Coxostylus monomeric, gonocoxite fused with gonosubcoxite.*

Source : MNHN, Paris

ovipositeur atypique, sans gonapophyses. Le gonostyle, lorsqu'il est présent chez ces insectes, est constitué au plus d'un seul article. En revanche, le valvifer IX, généralement interprété par les auteurs comme le « gonocoxite », est biarticulé dans le plan de base des Holométaboles. Contrairement à la figure de MICKOLEIT, il est de même formé de deux articles dans le plan de base des Coléoptères. L'article basal d'un appendice d'insecte est plutôt la subcoxa, non la coxa. De la même façon, le coxostyle des Holométaboles est constitué du gonosubcoxite, suivi du gonocoxite, puis du style. On peut noter à ce propos qu'il serait plus correct d'écrire « subcoxopodite » et « coxopodite ». Le terme de coxite, ou gonocoxite, s'est cependant généralisé et est devenu d'un usage courant en morphologie de l'insecte.

D'autres sclérites, plus particuliers, ont été décrits à propos des terminalia femelles des Ptérygotes. Citons les *intervalvulae*, situées entre les bases des gonopodes IX, qui représenteraient des vestiges du sternite IX ; et le *gonangulum*, nom donné par SCUDDER (1957a, 1957b, 1961a, 1961b) à un petit sclérite articulaire, situé entre le valvifer VIII, le valvifer IX, et le tergite IX. Bien que désirant généraliser la présence de ce sclérite à l'ensemble des Insectes, il est à noter que Scudder le décrit seulement chez les Lépismides, les Odonates, les Grylloblattides, les Orthoptères, les Dictyoptères, les Thysanoptères, les Hémiptères et les Hyménoptères. Il n'est fait référence dans ses travaux comparatifs ni aux Névroptéroïdes, ni aux Coléoptères, ni aux Mécoptéroïdes. Quelques auteurs ont par la suite tenté de retrouver dans ces autres groupes d'insectes le « gonangulum ». BITSCH (1974) a nommé latérocoxite une pièce sclérifiée de l'ovipositeur des Machilides qui en serait l'homologue. MICKOLEIT (1973) croit reconnaître un vestige du gonangulum aux extrémités latérales du tergite IX des Névroptéroïdes et des Coléoptères, au niveau du condyle de l'articulation avec la base du gonopode IX. Cette interprétation est pour le moins incertaine.

A l'exception des intervalvulae, sclérites vestigiaux décrits seulement chez des Orthoptères, quelques Diptères et des Coléoptères à genitalia néoténiques (DEUVE, 1987a), l'interprétation des sclérites ventraux du postabdomen des Ptérygotes « moyens et supérieurs » ne devrait pas faire mention de la présence des sternites VIII et IX, si l'on suit nos connaissances sur la morphogenèse des voies génitales femelles ectodermiques. Le raccordement de la poche génitale primaire (à l'arrière du segment VII) et de la poche génitale secondaire (à l'arrière du segment VIII), entraîne nécessairement une invagination de la partie médio-ventrale du sternum VIII, située entre ces deux poches. Il en va de même pour le sternum IX dans le cas d'une fusion avec la poche génitale tertiaire (à l'arrière du segment IX). Le rapprochement des quatre gonapophyses autour du plan médian, entraîne aussi pour inévitable conséquence une régression ou une invagination des aires sternales VIII et IX.

Pourtant, tous les coléoptéristes évoquent la présence de « sternites VIII et IX » dans cet ordre d'Insectes Holométaboles précisément caractérisé par une plus grande évolution de l'appareil ovipositeur, avec disparition secondaire des gonapophyses. Il y a là une conséquence de confusions et d'une interprétation erronée des sclérites du postabdomen.

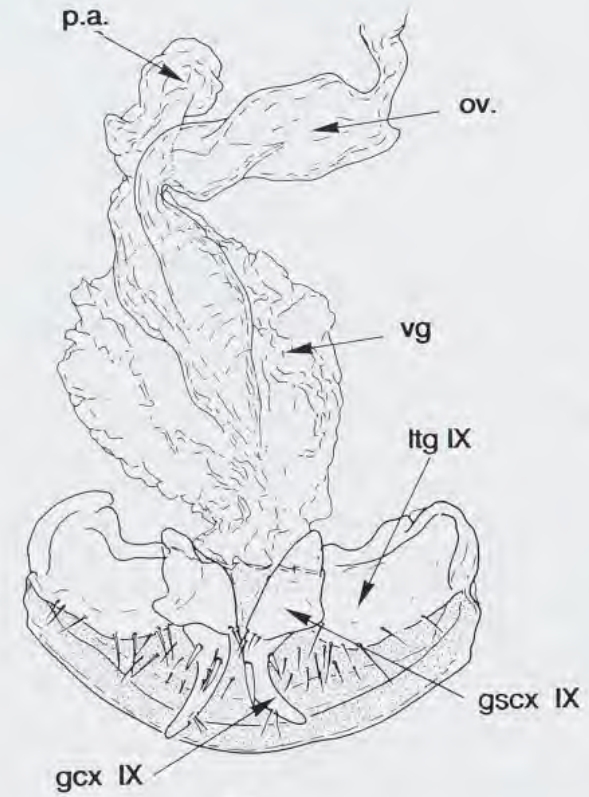
Les genitalia femelles des Coléoptères

Trois ou, selon certains auteurs, quatre (CROWSON, 1955) sous-ordres composent le grand ordre des Coléoptères. Cependant, l'homogénéité de l'ensemble est telle, qu'établir des homologies d'une famille à l'autre ne pose généralement pas de problèmes. La majorité des observations consignées ci-dessous ont été effectuées parmi les Adephaga. J'ai veillé cependant à ce qu'elles ne condredisent jamais ce que l'on sait de la morphologie du postabdomen des Polyphaga et des Archostemata dont plusieurs représentants ont été disséqués pour étude.

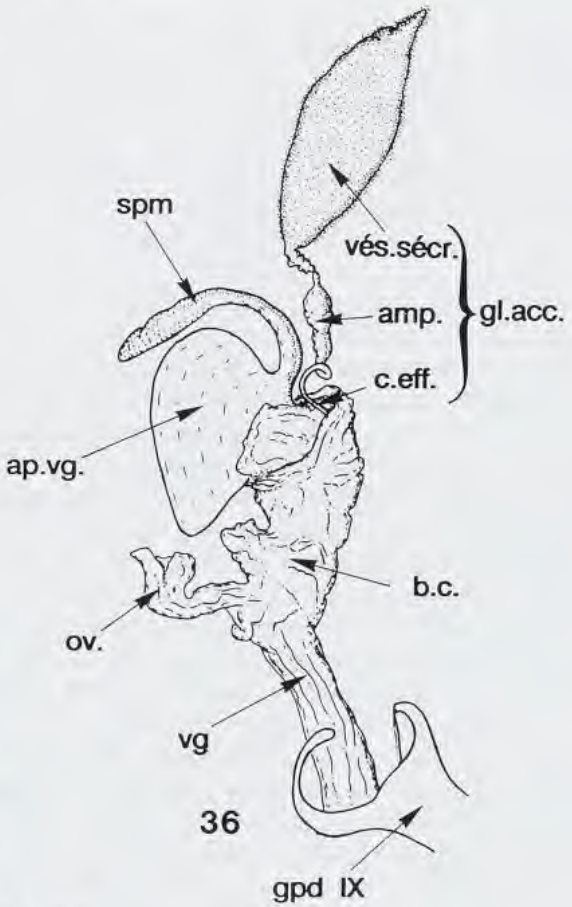
Généralités sur les voies génitales ectodermiques

Parmi les auteurs les plus importants qui ont étudié le développement morphogénétique des genitalia femelles des Insectes, plusieurs ont choisi des espèces de Coléoptères comme matériel

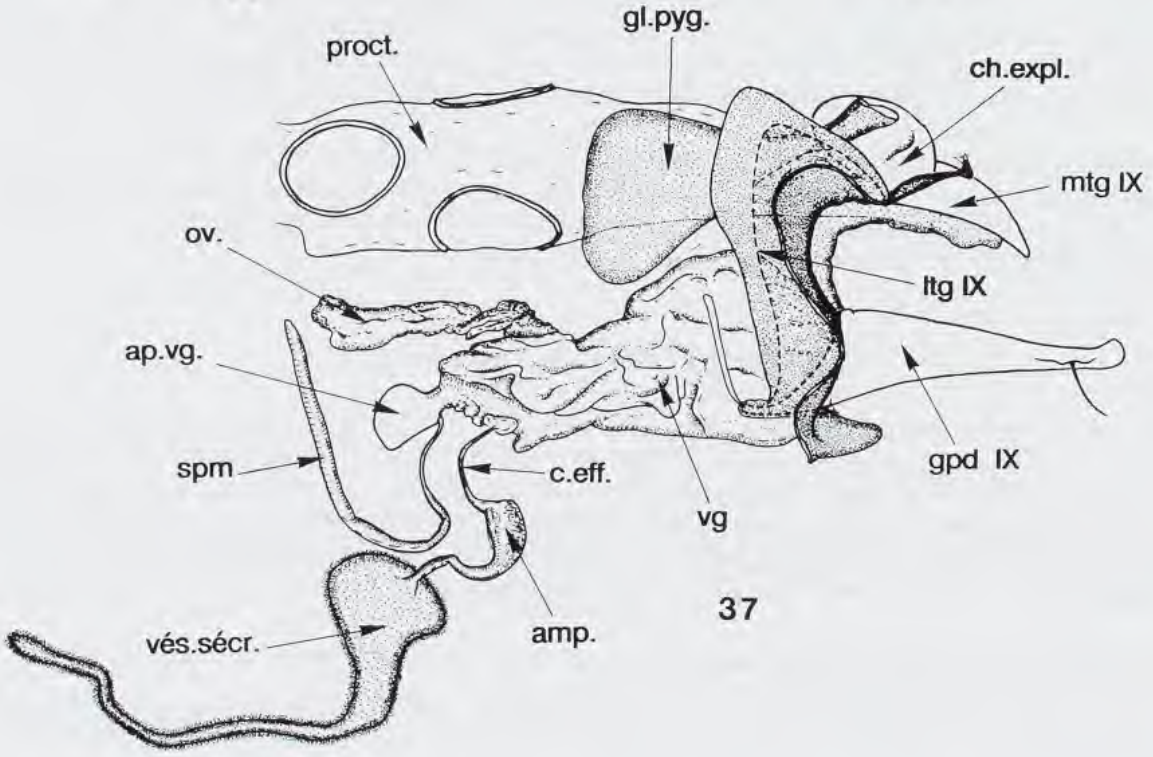
Source : MNHN, Paris



35



36



37

Source : MNHN, Paris

d'étude. Ces résultats ont donc servi à élaborer la théorie générale de la formation des voies génitales femelles.

SINGH-PRUTHI (1924) observe sur *Tenebrio* la formation des oviductes latéraux « mésodermiques » dans la partie postérieure du segment VII ; celle de « l'oviducte commun ou de l'utérus (ectodermiques) » sur la marge postérieure du sternum VIII ; et celle de l'ébauche de la spermathèque et des glandes accessoires en arrière du « sternite » IX. Ces résultats semblent refléter quelques imprécisions.

En 1931, dans le cadre de son remarquable travail de synthèse auquel SNODGRASS (1933) n'accorde pas la place qu'il mérite, HEBERDEY publie ses résultats obtenus sur *Hydroporus* (Dytiscidae). Il observe la formation des trois poches génitales en arrière des segments VII, VIII et IX, mais chez cette espèce comme chez tous les Hydradephaga, le vagin se dédouble secondairement, ainsi que le gonopore définitif, rendant plus difficile l'interprétation des voies génitales.

L'année suivante, METCALFE (1932) publie ses résultats obtenus sur quatre espèces des genres *Sitodrepa*, *Gastroidea*, *Anthonomus*, et *Rhagium*, qui rejoignent ceux des deux auteurs précédents. Il n'observe néanmoins pas de première poche génitale à l'arrière du segment VII et, selon lui, la « spermathèque » dériverait de la 3ème poche génitale, localisée initialement en arrière du segment IX.

Toutes ces phases de développement ont été observées à des stades larvaires plus ou moins précoces et peuvent se prolonger durant la nymphose.

Pour ce qui concerne la morphologie si variable des voies génitales femelles définitives des Coléoptères, on pourra se reporter à IABLOKOFF-KHNZORIAN (1974) pour un recensement commenté des données bibliographiques. Notons seulement que la glande accessoire, lorsqu'elle est présente, est toujours unique, donc impaire. L'épitopie est générale, l'orifice génital est situé en arrière du ventrite VIII, soit au niveau des coxostyles (gonopodes IX), soit en arrière de ceux-ci. Des sclérifications de la paroi du vagin sont fréquentes, servant généralement d'attaches à des muscles du VIIIeme ou du IXeme urite. Ces sclérites vaginaux sont trop variables dans leur forme et leur nombre pour qu'il soit possible d'en donner ici des descriptions détaillées.

Les genitalia externes et les « urites génitaux »

Par « urites génitaux » il faut comprendre ceux dont la structure été modifiée par la mise en place des genitalia. Ce sont les parties ventrales des segments VIII et IX, auxquelles on pourra joindre la membrane « intersegmentaire » VII-VIII, marquée par la présence initiale du gonopore primaire.

Chez les Coléoptères, tous les auteurs se sont accordés pour situer le gonopore des femelles « au niveau du segment IX » ou « en arrière du segment IX ». Nous verrons, ce que laissent prévoir les informations connues sur la morphogenèse des voies génitales, qu'il s'agit là d'une disposition-secondaire et que vouloir préciser l'appartenance segmentaire du gonopore fonctionnel n'a pas grande signification.

Les genitalia externes des Coléoptères sont également caractérisés par l'absence des gonapophyses. L'orifice génital est localisé à hauteur du segment IX (parfois en avant, parfois en

---

FIG. 35-37. — Position des genitalia femelles ectodermiques. — **35** : *Trechiama siamensis* Deuve (Trechidae), face ventrale. Les genitalia sont épitopiques, l'oviducte ventral, il n'y a ni glande ni spermathèque différenciées mais seulement une poche annexe (*p.a.*) à la base de l'oviducte commun. Pas de sclérification sur les genitalia internes. — **36** : *Mystropomus subcostatus* Chaudoir (Paussidae). Genitalia épitopiques. L'oviducte est normalement ventral ; la bourse copulatrice supporte une volumineuse apophyse vaginale lamelliforme ; la « spermathèque » est digitiforme, séparée et plus ventrale que la glande accessoire. — **37** : *Metrius contractus* Eschscholtz (Paussidae). Les genitalia ont sensiblement la même structure que chez *Mystropomus*, mais ils sont catopiques : l'oviducte est en position dorsale, la « spermathèque » est aussi plus dorsale que la glande accessoire.

FIGS 35-37. — Location of the ectodermic female genitalia. — **35** : Trechiama siamensis *Deuve (Trechidae), ventral face. Genitalia epitopic, oviduct ventral, absence of gland and differentiated spermatheca but presence only of a secondary pouch* (p.a.) *at the base of the common oviduct. No sclerotization on the internal genitalia.* — **36** : Mystropomus subcostatus *Chaudoir (Paussidae). Genitalia epitopic. Oviduct ventral as usual among Coleoptera ; bursa copulatrix bearing a voluminous, lamelliform, vaginal apophysis ; « spermatheca » digitiform, separated and situated ventrad of the accessory gland.* — **37** : Metrius contractus *Eschscholtz (Paussidae). Genitalia almost similar to those of* Mystropomus, *but « catopic » : oviduct dorsal, 'spermatheca' situated dorsad of the accessory gland.*

Source : MNHN, Paris

arrière), et ce sont les coxostyles (« 3èmes valves », gonopodes IX) qui ont fonction d'ovipositeur atypique. Dans de rares cas, limités à quelques familles d'Adephaga, persistent à la base des gonopodes IX, toujours en avant du gonopore, des formations appendiculaires, le plus souvent vestigiales, interprétées comme les gonopodes VIII sans styles et sans gonapophyses. Fusionnés, ces gonopodes VIII peuvent former une *plaque sous-génitale*, plus ventrale que l'ensemble des genitalia femelles. Parfois, notamment chez certains Hydradephaga et chez les Hydrophilides, ces formations appendiculaires du segment VIII sont aussi développées que les coxostyles IX et c'est l'association des gonopodes VIII et IX qui est à l'origine d'un ovipositeur spécialisé (fig. 9).

Le postabdomen des femelles ne diffère pas dans ses caractéristiques générales de celui des Névroptéroïdes (cf. MICKOLEIT, 1973). TANNER en 1927, a publié une étude panoramique sur les genitalia externes des femelles de Coléoptères en passant en revue les principales familles et en donnant pour chacune d'elles une illustration graphique de quelques espèces prises comme exemples. Ce travail, utile, est entaché de quelques erreurs d'interprétation. En particulier, le médiotergite IX est souvent tenu pour un tergite X, tandis que les gonopodes VIII sont considérés comme des vestiges, parfois très développés voire appendiculiformes, du « sternite X » (*Hydrous triangularis*, TANNER, 1927 : Fig. 35). Ces défauts mis à part, cette publication est utile car elle donne une vue d'ensemble des terminalia femelles chez les Coléoptères et permet des études comparatives.

Pour ce qui concerne le sous-ordre des Adephaga, on pourra aussi se référer aux travaux de BILS (1976) et de BURMEISTER (1976) sur la musculature du postabdomen des femelles, bien que là encore il faille discuter le bien-fondé de certaines homologies proposées.

L'urite IX

— *Les gonopodes*

La face ventrale de l'urite IX porte les gonopodes IX, ou *coxostyles*, en position paramédiane. Ces appendices sont typiquement triarticulés chez les Colèoptères Polyphaga. Les deux articles les plus basaux, qui correspondraient au protopodite de l'appendice arthropodien, sont le gonosubcoxite et le gonocoxite. Ils sont surmontés d'un petit article distal, à spécialisation sensorielle, interprété par tous les auteurs comme le gonostyle.

Dans le sous-ordre des Adephaga le gonostyle n'est jamais apparent. En revanche, l'extrémité du gonocoxite montre le plus souvent un organe sensoriel particulier pour lequel je propose le nom *« d'organe sétulé subapical »*. Il s'agit d'une petite cuvette ponctuelle, bien visible au microscope électronique ou photonique, où prennent naissance quelques longues sensilles trichoïdes, généralement au nombre de deux (fig. 43, 46). Chez les Carabidae *s. str.*, un examen en microscopie à balayage montre dans le fond de cette cuvette tégumentaire la présence d'un gonostyle vestigial (fig. 41, 52). Ce fait, qui n'a jamais été signalé, indique que l'organe sétulé subapical est localisé chez les Adephaga à l'emplacement de l'ancien style, qui a régressé. La fonction sensorielle est préservée.

Dans quelques cas parmi les Hydradephaga, il existe à l'extrémité du gonocoxite une touffe de soies plus nombreuses (fig. 56) qui pourraient correspondre au gonostyle lui-même, fusionné au deuxième article du gonopode.

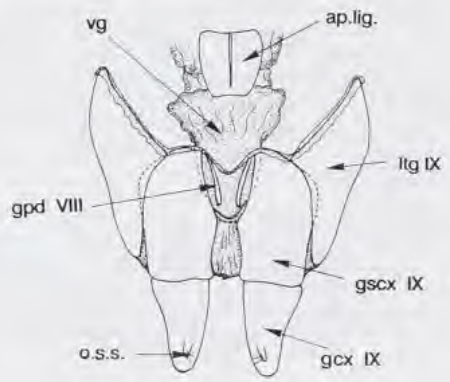


FIG. 38. — Appareil de ponte et base des genitalia internes chez une femelle de *Carabus auronitens* F. (Carabidae). Gonosubcoxite et gonocoxite sont bien séparés pour former les gonopodes IX. Noter la présence de gonopodes VIII rudimentaires.

FIG. 38. — Egg-laying apparatus and base of the internal genitalia in the female of Carabus auronitens *F. (Carabidae). Gonosubcoxite and gonocoxite well separated, constituting the dimerous gonopods IX. Note the presence of rudimentary gonopods VIII.*

Source : MNHN, Paris

FIG. 39-42. — *Carabus auronitens* F. (Carabidae). Détails du gonocoxite IX. — **39** : Extrémité du gonocoxite, avec organe bisétulé subapical. Alignements en périphérie de sensilla coeloconica. — **40** : *Idem*, sensilla coeloconica grossis. — **41** et **42** : Organe bisétulé subapical avec la présence d'un gonostyle vestigial.

FIGS 39-42. — Carabus auronitens *F. (Carabidae). Details of the gonocoxite IX.* — **39** : *Apex of the gonocoxite, with subapical setose organ. Alignment of the sensilla coeloconica in periphery.* — **40** : Idem, *magnified sensilla coeloconica.* — **41-42** : *Subapical setose organ showing the presence of the vestigial gonostylus.*

Source : MNHN, Paris

Les deux articles basaux des gonopodes IX ont été interprétés de façons diverses par les coléoptéristes. Plusieurs auteurs, considérant que l'ensemble de l'appendice composait le gonostyle, les ont respectivement nommés « premier article » et « deuxième article du style », ou « premier stylomère » et « deuxième stylomère ». D'autres, plus nombreux et davantage morphologistes, ont suivi les travaux classiques sur les genitalia des insectes, qui tinrent pour le gonocoxite l'article le plus basal du gonopode. On comprend mal les raisons de cette habitude si l'on considère que le premier article de l'appendice est le subcoxopodite (ou « précoxopodite »), et le deuxième le véritable coxopodite (ou coxite), à l'instar des pattes locomotrices.

Quoi qu'il en soit, tous les auteurs qui par tradition ont nommé gonocoxite le premier article des gonopodes IX, ont été embarrassés pour la dénomination du deuxième. Le véritable gonostyle étant absent ou indiscernable chez les Adephaga, plusieurs d'entre eux ont homologué le gonocoxite à un premier article du style (TANNER, 1927; DEUVE, 1988b). D'autres ont simplement distingué sur le prétendu « gonocoxite » une partie basale et une partie distale (BILS, 1976; BURMEISTER, 1976).

La morphologie des gonopodes IX est variable chez les Adephaga. En général, ils correspondent à un ovipositeur de type fouisseur et l'on assiste à une forte sclérification de ces appendices. Le plus souvent le gonocoxite est plus petit que le gonosubcoxite, subtriangulaire et en onglet falciforme. Pubescent ou glabre, le gonopode porte fréquemment des éperons ou des macrotriches et un grand nombre de sensilles variées : sensilla trichodea, sensilla coelo-conica, etc. La richesse en récepteurs sensoriels doit être liée aux mécanismes de l'accouplement et de l'oviposition.

Chez certains Migadopidae comme *Loxomerus nebrioides* (fig. 197) ou *Lissopterus quadrinotatus* (fig. 195), le gonocoxite tend à régresser et à quasiment disparaître. Chez les Cicindelidae, deux articles sont au contraire présents au sommet du gonosubcoxite : le gonocoxite proprement dit, et un petit sclérite en position plus interne dont la nature n'est pas connue. il s'agit d'une autapomorphie de cette famille. Enfin, chez tous les Hydradephaga, les Trachypachidae, les Nototylidae, les Paussidae, les Loriceridae et les Promecognathidae, les gonopodes IX sont monomères, c'est-à-dire que gonosubcoxite et gonocoxite ont fusionné.

Chez quelques espèces de Paussidae des genres *Afrozaena*, *Itamus*, *Pseudozaena* etc., les gonopodes IX, monomères, fusionnent entre eux dorsalement (fig. 47 et 63). L'orifice génital est alors ouvert en avant de l'urite IX.

— *Les sclérites ventro-latéraux*

Les gonopodes de l'urite IX sont articulés sur des sclérites situés de part et d'autre, en position ventro-latérale. Ces sclérites qui semblent morphologiquement de même nature que les ventrites du préabdomen, ont été interprétés comme tergites IX par VERHOEFF (1918), selon les cas comme valvifers ou paraproctes par TANNER (1927), comme hémisternites par la quasi-totalité des coléoptéristes ainsi que par MATSUDA (1976), et enfin comme latérotergites IX par BILS (1976) et par BURMEISTER (1976).

Le terme de valvifer, créé par CRAMPTON puis largement vulgarisé par SNODGRASS, s'applique à un sclérite basal de nature appendiculaire. Son emploi à propos des sclérites ventro-latéraux de l'urite IX ne se justifie pas car ceux-ci sont reliés à l'urite VIII par de nombreux muscles « intersegmentaires », comme le montrent les études de BILS (1976) et de BURMEISTER (1976) sur la musculature du postabdomen des Adephaga (« muscles n°14, 15, 16, 17 », BILS, 1976). Ce ne sont donc pas des formations appendiculaires.

L'emploi du terme hémisternite, pourtant si généralisé, n'est pas davantage acceptable. Comme le rappelle très justement SNODGRASS (1931), dans le plan de base des Arthropodes les appendices sont reliés par des muscles au tergum du segment correspondant, plutôt qu'au sternum. Or les mêmes études de BILS et de BURMEISTER montrent clairement que les gonosubcoxites sont reliés par de nombreux muscles (« muscles n° 28, 29, 30 », BILS, 1976) seulement aux sclérites ventro-latéraux de l'urite IX. Ces derniers auraient donc une nature tergale. Sclérites latéraux du tergum, ce sont des *latérotergites*, comme de reste MICKOLEIT (1973 : 61) les a interprétés.

Source : MNHN, Paris

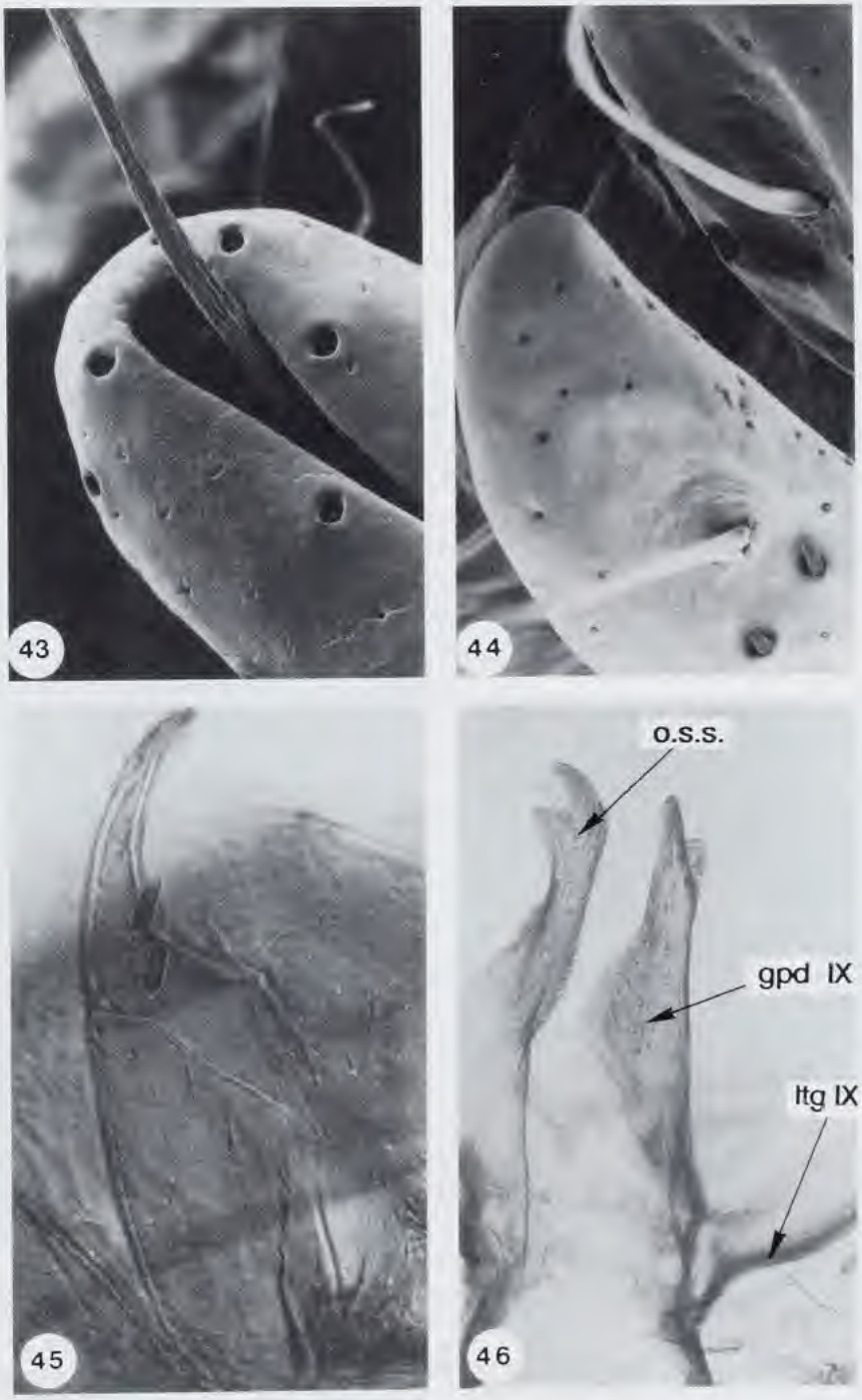


FIG. 43-46. — Gonopodes IX d'Adephaga femelles. — **43** : *Blethisa multipunctata* (L.) (Elaphridae). Extrémité du gonocoxite IX avec sensilla coeloconica. — **44** : *Afrozaena lutea* (Hope) (Paussidae), *idem*. — **45** : *Emphanes rivularis* (Dejean) (Trechidae). Gonopodes IX dimères, le gonocoxite avec deux macrotriches. — **46** : *Pachyteles* sp. (Paussidae). Gonopodes IX monomères : gonocoxites et gonosubcoxites sont fusionnés. L'organe bisétulé subapical est distinct.

FIGS 43-46. — Gonopods IX of female Adephaga. — **43** : Blethisa multipunctata *(L.) (Elaphridae). Apex of gonocoxite IX with sensilla coeloconica.* — **44** : Afrozaena lutea *(Hope) (Paussidae)*, idem. — **45** : Emphanes rivularis *(Dejean) (Trechidae). Gonopods IX dimerous, gonocoxite with two macrotrichia.* — **46** : Pachyteles *sp. (Paussidae). Gonopods IX monomerous : gonocoxites and gonosubcoxites fused. The subapical setose organ is visible.*

Source : MNHN, Paris

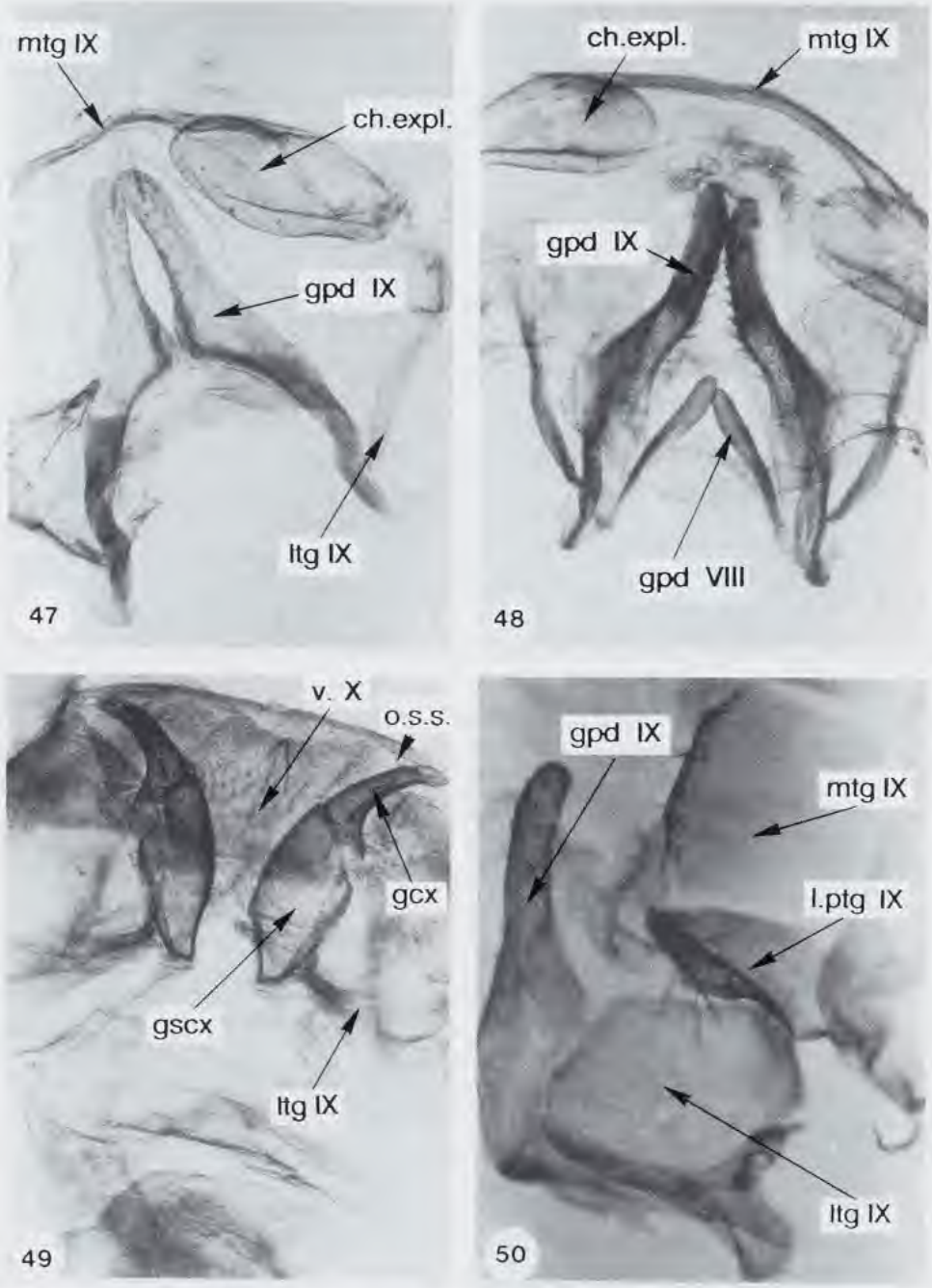


FIG. 47-50. — Gonopodes IX de Coléoptères Adephaga femelles. — **47** : *Afrozaena lutea* (Hope) (Paussidae). Les gonopodes IX, monomères, sont soudés l'un à l'autre au niveau de la face dorsale des gonosubcoxites. Il n'y a pas de gonopodes VIII visibles. — **48** : *Pachyteles filiformis* Castelnau (Paussidae). Gonopodes IX monomères, libres, non soudés l'un à l'autre. Gonopodes VIII visibles. — **49** : *Mecyclothorax ambiguus* (Erichson) (Psydridae). Les gonopodes IX sont dimères, le ventrite X faiblement sclérifié, avec sensilles trichoïdes. — **50** : *Systolosoma breve* Solier (Trachypachidae). Les gonopodes IX sont monomères, le médiotergite IX encadré par deux lobes paratergaux.

FIGS 47-50. — Gonopods IX of female Coleoptera Adephaga. — **47** : Afrozaena lutea *(Hope) (Paussidae). Monomerous gonopods IX fused together at the level of dorsal face of the gonosubcoxites. Gonopods VIII not visible.* — **48** : Pachyteles filiformis *Castelnau (Paussidae). Monomerous gonopods IX, not fused together. Gonopods VIII visible.* — **49** : Mecyclothorax ambiguus *(Erichson) (Psydridae). Gonopods IX dimerous, ventrite X weakly sclerotized, with sensilla trichoidea.* — **50** : Systolosoma breve *Solier (Trachypachidae). Gonopods IX monomerous, mediotergite IX with two paratergal lobes.*

Source : MNHN, Paris

Indépendamment de cet argument, qui utilise le caractère de la musculature, la seule position des sclérites ventro-latéraux, qui sont *dorsaux par rapport aux gonopodes*, suffisait à indiquer qu'ils appartenaient au tergum et interdisait de les interpréter comme des hémisternites (DEUVE, 1988b).

Chez quelques Broscidae comme *Broscosoma ribbei* (fig. 241) ou *Miscodera arctica* (fig. 242), les latérotergites IX tendent à se rejoindre médianement et à fusionner. Le gonopore est alors localisé en arrière de l'urite IX. Cette évolution préfigure (mais il s'agit en réalité d'évolutions parallèles) la condition observée chez les Mécoptères, Trichoptères et Lépidoptères, où les gonopodes IX ont disparu et l'urite IX est représenté par un anneau plus ou moins sclérifié (synclérite holotergal) à l'arrière duquel est ouvert l'orifice génital.

L'urite VIII

— *Le ventrite VIII* :

Constitué sous la forme d'un arceau ventral qui fait suite en quelque sorte aux ventrites du préabdomen, le ventrite VIII a toujours été interprété comme le *« sternite VIII »* (VERHOEFF, TANNER, JEANNEL, etc.) ou le *« coxosternite VIII »* (BILS, BURMEISTER), et n'a jamais fait l'objet de discussions véritables.

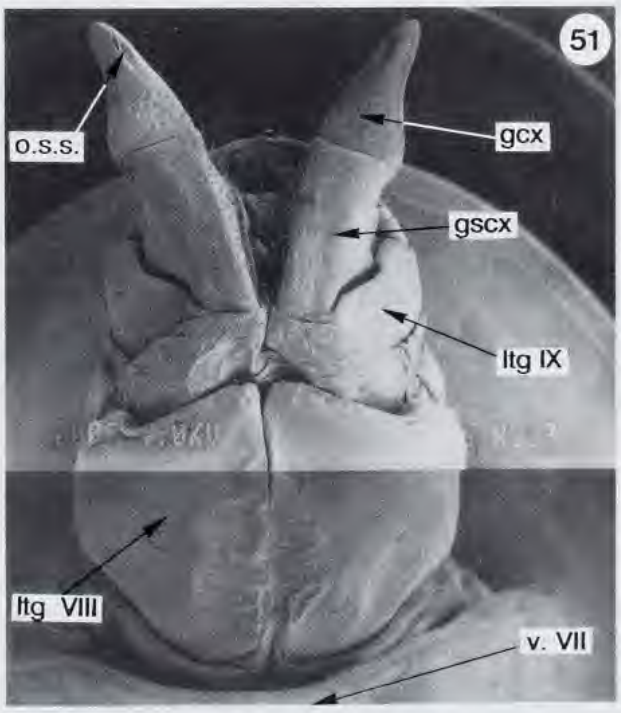


FIG. 51-52. — Postabdomen en extension de la femelle de *Carabus auronitens* F. (Carabidae). — **51** : Face ventrale, vue externe. La parité du ventrite VIII, formé de la juxtaposition des deux latérotergites médianement jointifs, est ici bien visible. Les gonopodes IX sont dimères, le gonocoxite soudé, mais non fusionné, à l'extrémité du gonosubcoxite. L'organe bisétulé subapical est nettement distinct. — **52** : Détail de l'organe bisétulé subapical, montrant l'emplacement dans une fossette du gonostyle vestigial.

FIGS 51-52. — Extended postabdomen of the female of Carabus auronitens *F. (Carabidae).* — **51** : *Ventral face, external view. Note the two-part structure of ventrite VIII, resulting from the juxtaposition of two medially fused laterotergites. Gonopods IX dimeric, gonocoxite joined, but not fused, to the extremity of the gonosubcoxite. Subapical setose organ visible.* — **52** : *Detail of the subapical bisetose organ showing the vestigial gonostylus located in a pit.*

Source : MNHN, Paris

Pourtant, deux faisceaux d'indices auraient dû poser des problèmes.

— D'une part, la théorie générale de la morphogenèse des voies génitales femelles, élaborée il est vrai après les travaux de VERHOFF et de TANNER, stipule un raccordement de la poche génitale primaire (formée en arrière de l'urite VII) et de la poche secondaire (formée en arrière de l'urite VIII). Dans ces conditions, il s'agit soit d'une fusion interne qui ne modifie pas les formations squelettiques, soit d'une invagination du sternum VIII, qui réunit les deux poches génitales. Cette seconde hypothèse implique une altération du ventrite VIII.

— D'autre part, la parité fondamentale du ventrite VIII a été relevée par de nombreux auteurs, notamment VERHOEFF (1918 : 203) qui évoque un *« zweiteiliges 8. Sternit »* et TANNER (1927 : 17) qui écrit à propos de cet arceau ventral VIII : *« in some cases it is shield-shaped and divided into two parts on the middle by small strip of membrane »*.

Il est, de fait, d'observation courante de constater cette parité. Chez *Carabus* (fig. 51) le ventrite VIII est formé de la juxtaposition jointive de deux sclérites latéraux encore séparés par un profond sillon membraneux. En règle générale, si l'on monte entre lame et lamelle le ventrite VIII des Coléoptères Adephaga et Polyphaga, on remarque aisément qu'il est constitué de deux plaques sclérifiées, isolées l'une de l'autre par une zone membraneuse médiane.

Chez les Brachinidae des genres *Crepidogaster* et *Mastax*, ces deux hémiventrites ne sont pas jointifs mais entrecroisés (fig. 77). Chez certains Paussidae comme *Sphaerostylus* (fig. 54), ils sont en position ventro-latérale et ne se rejoignent nullement dans la région médiane du ventre de l'insecte.

Ces observations cadrent mal avec l'hypothèse d'une nature sternale ou coxosternale. Un sternite est une formation ventrale dont on comprendrait difficilement qu'elle soit constituée de deux sclérites latéraux séparés l'un de l'autre par un large hiatus. Tout au plus pourrait-il s'agir de vestiges marginaux de la plaque sternale, ou de plaques basales (formations appendiculaires, subcoxales).

MICKOLEIT (1975) a étudié le postabdomen des femelles de Mécoptères où s'observe d'une façon particulièrement évidente un ventrite VIII composé de deux plaques latérales. Il assimile ces deux sclérites à des coxosternites (interprétation qui sera reprise par BILS et par BURMEISTER pour les Coléoptères), mais précise que la partie médiane du sternite est manquante. MICKOLEIT généralise ce fait à l'ensemble des Ptérygotes et écrit : *« Zudem können wir davon ausgehen, dass den Genitalsegmenten* [2] *des Pterygota-Grundplanes eine grössere Sternalplatte fehlt »* (p. 102). Dans cette interprétation, le ventrite VIII est donc constitué de la juxtaposition secondaire des deux marges latérales de la plaque coxosternale initiale.

Cette hypothèse suscite deux remarques.

Premièrement, il est d'observation aisée de constater que ce prétendu coxosternite est séparé du médiotergite VIII seulement par le stigmate VIII. Or, on ne connaît pas d'insectes chez lesquels le stigmate est directement au contact de la base de l'appendice. Sauf déplacement longitudinal secondaire, il en est toujours séparé par des formations tergales (latérotergales), si réduites soient-elles. De plus, le médiotergite VIII et le médiotergite IX sont dans l'exact prolongement l'un de l'autre et sont évidemment homologues. le médiotergite IX étant, on l'a vu et MICKOLEIT (1975) l'interprète ainsi, encadré par les deux latérotergites ventraux, on comprendrait mal que le médiotergite VIII, lui, soit encadré par deux « coxosternites » ventraux au contact des latérotergites du segment suivant. Cette interprétation manquerait par trop de cohérence.

Deuxièmement, l'étude de la musculature ne s'accorde pas avec l'interprétation de MICKOLEIT. Les travaux de BILS et de BURMEISTER montrent que les deux sclérites latéraux de l'urite VIII sont liés par plusieurs muscles longitudinaux, « intersegmentaires » [3], aux deux latérotergites constitutifs du ventrite IX (« muscles n°14, 15, 16, 17 », BILS, 1976). il est clair que ce sont également des *latérotergites*. Comment expliquer sinon que plusieurs muscles « intersegmentaires » relient un coxosternite VIII à un latérotergite IX ?

2. Par « segments génitaux », il faut entendre les segments VIII et IX.

3. Le terme « intersegmentaire » est un abus de langage. Les muscles longitudinaux sont foncièrement intrasegmentaires. Ils sont « intersegmentaires », reliant deux urites, seulement si l'on se réfère à la segmentation secondaire. Les guillemets sont alors indispensables.

Source : MNHN, Paris

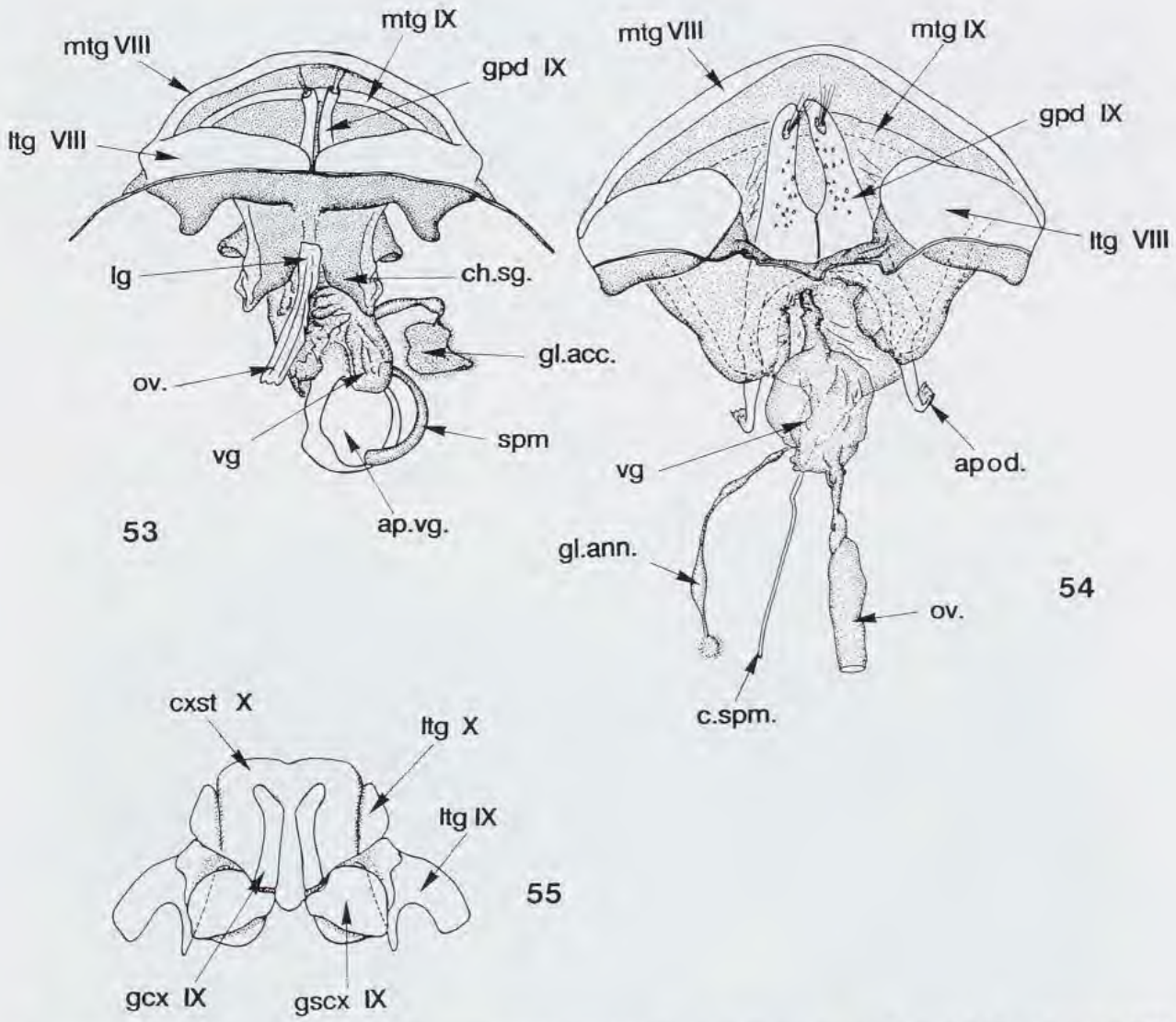


FIG. 53-55. — Postabdomen de femelles de Paussidae et de Brachinidae. — **53**, *Pachyteles* sp. (Paussidae). Latérotergites VIII jointifs mais non soudés. Présence d'une chambre sous-génitale (*ch.sg*). — **54**, *Sphaerostylus punctatostriatus* Chaudoir (Paussidae). Latérotergites VIII écartés, situés en position latérale. Gonopodes IX soudés l'un à l'autre. Pas de chambre sous-génitale. — **55**, *Pheropsophus fastigiatus* (L.) (Brachinidae). Le ventrite X est sclérifié et semble formé d'une plaque coxosternale flanquée de deux latérotergites.

FIGS 53-55. — Postabdomen of female Paussidae and Brachinidae. — **53** : Pachyteles *sp. (Paussidae). Laterotergites VIII joined but not fused. Presence of a subgenital chamber* (ch.sg). — **54** : Sphaerostylus punctatostriatus *Chaudoir (Paussidae). Laterotergites separated, in lateral position. Gonopods IX fused together. No subgenital chamber.* — **55** : Pheropsophus fastigiatus *(L.) (Brachinidae). Ventrite X sclerotized and seems to be formed of a coxosternal plate with two lateral laterotergites.*

Ces remarques concordantes conduisent à admettre que le ventrite VIII des Coléoptères (en fait, de tous les Holométaboles) est constitué par une juxtaposition secondaire des deux latérotergites de ce segment. Le sternum s'est invaginé lors de la formation des poches génitales pour participer à la mise en place des voies ectodermiques. Quant aux formations appendiculaires, on peut penser qu'elles se sont associées aux appendices IX pour constituer les genitalia externes.

Source : MNHN, Paris

— *Les gonopodes VIII* :

Parmi les Coléoptères, il n'est guère que chez les Hydradephaga et les Hydrophilides que les gonopodes VIII soient autant développés que les gonopodes IX. Chez le Dytiscide *Agabetes acuductus* (fig. 9), les deux paires de gonopodes encadrent l'orifice génital et forment un ovopositeur dont les origines segmentaires sont apparentes. En particulier, les gonopodes VIII, constitués d'un seul article apparent, sont situés ventralement par rapport aux deux sclérites du ventrite VIII, ce qui confirme indiscutablement la nature tergale de ces derniers. La figure 9 est explicite à cet égard.

Secondairement fusionnés, les deux gonopodes VIII peuvent constituer une *plaque sous-génitale*, visible par exemple chez *Amphizoa* (Amphizoidae). Une plaque similaire et homologue a été signalée chez les Névroptéroïdes (TJEDER, 1954).

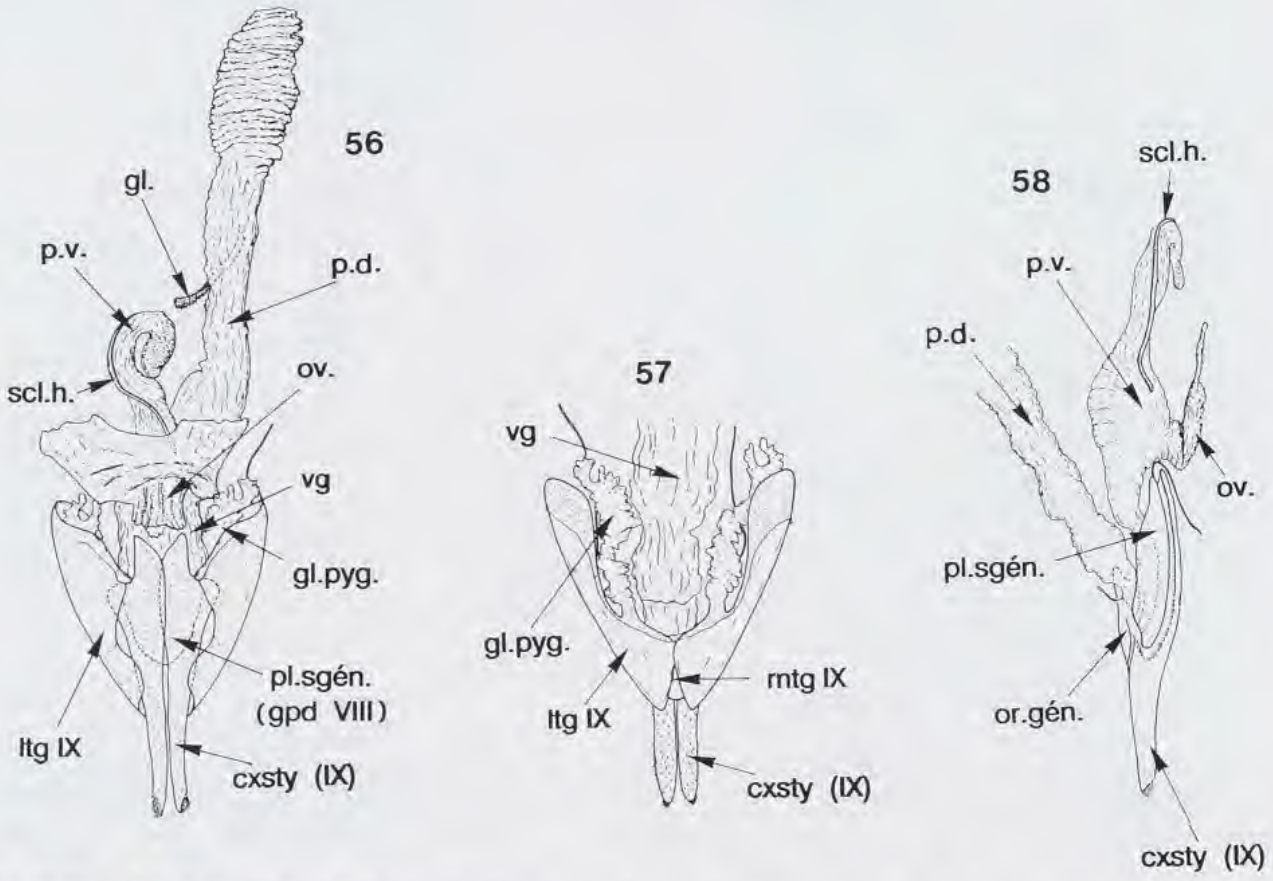


FIG. 56-58. — Postabdomen d'une femelle de *Amphizoa insolens* Leconte (Amphizoidae). — **56** : Face ventrale. Les gonopodes IX sont monomères. La plaque sous-génitale (gonopodes VIII fusionnés) est en position plus dorsale que les gonopodes IX. L'oviducte est ventral. Le sclérite helminthoïde est très visible sur la poche ventrale du vagin. — **57** : Face dorsale. Le médiotergite IX est rudimentaire. — **58** : Face latérale droite après ablation du coxostyle droit. On peut noter le dédoublement de l'orifice génital.

FIGS 56-58. — Postabdomen of female Amphizoa insolens *Leconte (Amphizoidae).* — **56** : *Ventral face. Gonopods IX monomerous. Subgenital plate (fused gonopods VIII) apparently more dorsal than the gonopods IX. Oviduct ventral. Helminthoid sclerite well visible in the ventral part of the vagina.* **57** : *Dorsal face. Mediotergite IX vestigial.* — **58** : *Right lateral side after removal of the right coxostylus. Note the splitting of the genital orifice.*

Source : MNHN, Paris

Autre ressemblance avec ces groupes voisins d'Insectes holométaboles, le développement des gonopodes VIII en longues et étroites baguettes sclérifiées chez certains Paussinae (fig. 32 et 59), se retrouve identique chez de nombreux Raphidioptères (cf. illustrations *in* MICKOLEIT, 1973 : 49). Parmi les Adephaga terrestres, c'est d'ailleurs chez les Paussidae (Paussinae et Ozaeninae) que ces appendices prennent le plus grand développement (fig. 33, 48). Dans certains genres cependant, et dans d'autres familles, ils disparaissent totalement.

En règle générale, chez les Adephaga les gonopodes VIII se déplacent vers l'arrière et sont accolés à la base des gonopodes IX pour former un appareil ovipositeur fonctionnel. Ils sont alors rudimentaires (fig. 38). Parfois même, ils semblent postérieurs aux gonopodes IX. Il s'agit là d'une apparence dûe au mouvement des coxostyles qui tendent à les envelopper. Une mise en extension de l'enveloppe tégumentaire montre la localisation véritable des appendices VIII, bien entendu antérieurs à ceux de l'urite IX. La position apparente, chez certaines espèces, des gonopodes VIII lorsque l'abdomen est rétracté, est à l'origine de leur interprétation par TANNER (1927) comme « sternite X », et par d'autres auteurs comme « gonapophyses IX ».

L'urite X

L'aire ventrale X est toujours présente chez les Coléoptères Adephaga, mais généralement pas ou peu sclérifiée. L'existence de sensilles diverses ou de structures tégumentaires « en écailles »

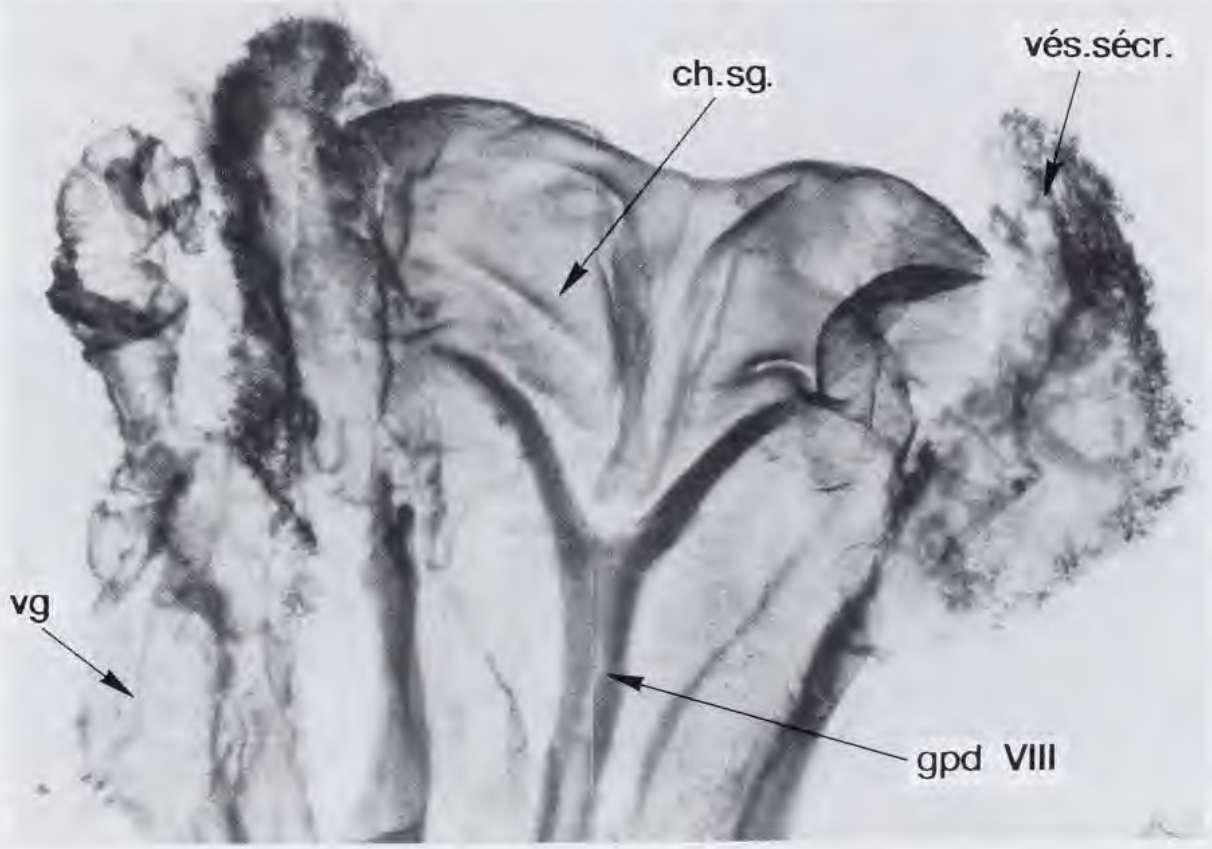


FIG. 59. — Chambre sous-génitale avec de volumineuses glandes latérales chez *Platyrrhopalus denticornis* (Donovan) (Paussidae). Noter la bifurcation basale de la paire de gonopodes VIII.

FIG. 59. — Subgenital chamber with voluminous lateral glands in Platyrrhopalus denticornis *(Donovan) (Paussidae). Note the basal fork of the fused gonopods VIII.*

Source : MNHN, Paris

permettent de localiser ce territoire. Parfois, la sclérification est complète et conduit à la formation d'un véritable ventrite.

Le ventrite X, qui n'existe jamais en tant que tel chez les mâles, est situé en arrière de l'orifice génital femelle, sous le périprocte (fig. 202). Il prend parfois le nom de *plaque sous-anale*. Un muscle (« muscle n° 27 », Bils, 1976) le relie seulement à l'antecosta du médiotergite IX, ce qui pose un problème d'interprétation.

Dans la famille des Brachinidae, le sternite X est généralement développé. Sa constitution morphologique peut permettre de reconnaître trois territoires : l'un médian en arrière du gonopore, les deux autres latéraux dans le prolongement des latérotergites IX (fig. 55). Vraisemblablement, le ventrite X est constitué d'une plaque médiane coxosternale encadrée par deux aires latérotergales. Chez certaines espèces, il est prolongé en avant par une baguette sclérifiée impaire, qui prendra le nom de *spiculum genitale*.

La découverte de Coléoptères à genitalia orthotopiques

Dans l'interprétation à laquelle nous sommes arrivés par la seule analyse des caractères morphologiques de chaque urite, la face ventrale du postabdomen est constituée par des formations latérotergales qui tendent à se juxtaposer médianement de part et d'autre ou en arrière des gonopodes. La plaque coxosternale primitive persiste seulement sur l'urite X. Les sternums VIII et IX sont invaginés et participent à la formation des voies internes ectodermiques. Cette interprétation vaut pour la totalité des Coléoptères Polyphaga et la quasi-totalité des Coléoptères Adephaga.

On remarque dans ce schéma la forte épitopie de l'orifice génital. Initialement, le gonopore primaire appartient à l'aire postérieure du sternum VII. Puis, son raccordement aux formations vaginales issues des sternums VIII et IX s'accompagne d'un déplacement vers l'arrière de l'orifice d'accouplement et de ponte. En définitive, dans les genitalia épitopiques des Coléoptères et de tous les Holométaboles, le gonopore fonctionnel est localisé secondairement en arrière du segment VIII apparent et parfois même en arrière du segment IX. La réalité de ce mouvement morphogénétique a été observée *de visu* aux stades préimaginaux.

Chez l'imago des Holométaboles, on ne connaissait pas jusqu'à présent de genitalia à structure atypique. C'est seulement la dissection d'un grand nombre de Coléoptères Adephaga qui m'a permis de trouver quelques cas, rares mais remarquables, de genitalia *orthotopiques*, c'est-à-dire dont la localisation est en concordance avec l'origine segmentaire. Ces exemples très exceptionnels (quelques espèces sur les centaines de milliers que compte l'ordre des Coléoptères) appellent des questions sur l'origine biologique de ces « anomalies ». S'agit-il d'une spécialisation secondaire ou au contraire d'un arrêt précoce de la morphogenèse ? Les deux hypothèses ne sont pas absolument incompatibles, mais seule la seconde, si elle était confirmée, apporterait de nouveaux arguments pour l'interprétation morphologique de la segmentation abdominale.

Les Coléoptères Brachinidae du genre *Crepidogaster*

Les Brachinidae représentent une famille *spécialisée* de Coléoptères Adephaga, très homogène dans ses caractéristiques morphologiques. Le développement postembryonnaire fait intervenir des phases de vie parasitaire (par exemple ectoparasitisme de larves de Gyrinidae chez l'espèce nord-américaine *Brachinus janthinipennis*). Les glandes défensives de l'abdomen secrètent des hydroquinones, qui sont vaporisées à une température élevée à la suite d'une réaction d'oxydation catalytique, laquelle a lieu dans une véritable « chambre d'explosion » différenciée à partir des sclérites de l'urite IX. Le plus étonnant est sans doute la sécrétion de peroxyde d'hydrogène, ce qui est exceptionnel dans le règne Animal.

Au sein des Brachinidae, le genre *Crepidogaster* et ses alliés proches correspondent à une lignée ancienne répartie en Afrique Centrale et Méridionale, à Madagascar, et en Inde péninsulaire. Une

Source : MNHN, Paris

révision taxonomique en a été donnée par BASILEWSKY (1959, 1988) et quelques espèces ont été récemment décrites, sans que les genitalia femelles aient jamais été étudiés. Pourtant, ceux-ci présentent de remarquables particularités.

Chez *Crepidogaster* (fig. 77), de même que dans le genre voisin *Mastax* (fig. 61), les latérotergites VIII ne sont pas jointifs mais entrecroisés, les gonopodes VIII sont absents, et les gonopodes IX rudimentaires, vestigiaux. Il en résulte que l'orifice génital de la femelle est ouvert en arrière du ventrite VII, au niveau des aires segmentaires VIII et IX. Cette orthotopie, liée à « l'ouverture » de l'arceau ventral VIII, semble correspondre à une spécialisation secondaire.

Chez *Crepidogaster protuberata*, espèce africaine, l'examen des voies génitales ectodermiques montre un vagin développé en bourse copulatrice dans lequel débouchent l'oviducte commun et le canal de la spermathèque (fig. 775). Ce vagin est donc intégré à la pars communis et conduit à un orifice génital de formation secondaire, quoiqu'il débouche en arrière du ventrite VII. Ni le coxosternite VIII, ni le sternite IX, ne sont visibles.

On peut penser que ce *déplacement vers l'avant* du gonopore secondaire est lié à la présence des glandes défensives hyperspécialisées de ces insectes. Primitivement, ces glandes dites « pygidiales » sont latérodorsales chez tous les Coléoptères. Chez les Adephaga de la famille des Paussidae, elles ont conservé cette disposition bien qu'elles aient subi une différenciation analogue à celle des Brachinidae, avec constitution de chambres d'explosion et vaporisation de dérivés quinoniques oxydés. La projection peut s'effectuer vers l'avant de l'animal par « effet Coanda » le long des marges élytrales (ANESHANSLEY, 1969). Chez les Brachinidae, les orifices des glandes défensives sont dorsomédians, situés à proximité de l'anus. La projection des produits sécrétés est dirigée par les mouvements intrinsèques de l'abdomen. Sans doute la présence de ces substances toxiques situées à l'extrémité abdominale a-t-elle entraîné le déplacement du gonopore. Les gonopodes IX ont régressé, sont devenus vestigiaux, et ce sont les latérotergites VIII entrecroisés, donc séparés et mobiles l'un par rapport à l'autre, qui ont en partie hérité de leur fonction dans l'oviposition.

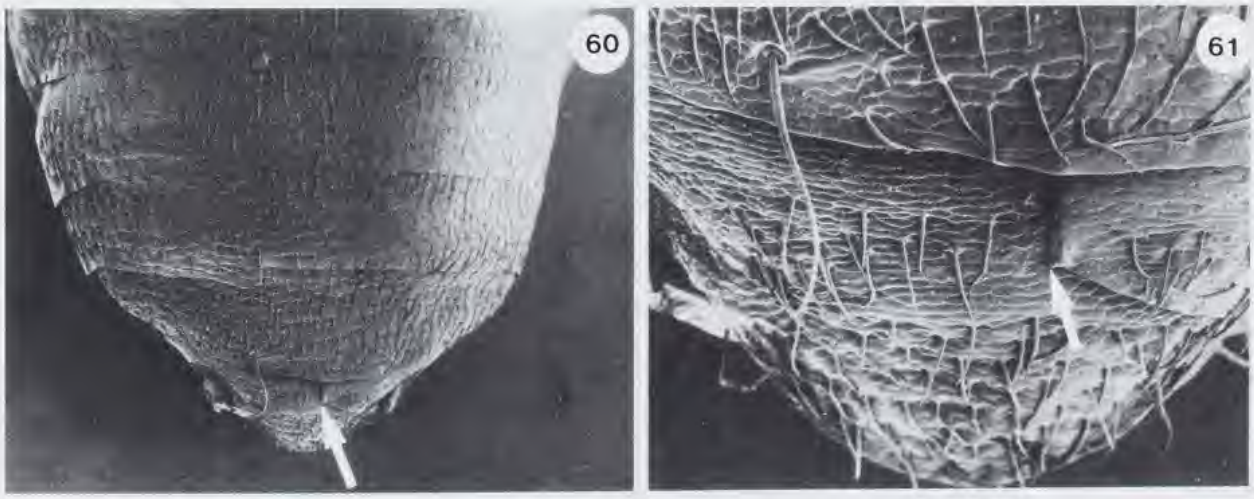


FIG. 60-61. — Face ventrale de l'extrémité abdominale chez *Mastax* sp. (Brachinidae). Noter l'entrecroisement des latérotergites VIII (flèche).

FIGS 60-61. — Ventral face of the abdominal extremity in Mastax *sp. (Brachinidae). Note the crossing of the laterotergites VIII (arrow).*

Source : MNHN, Paris

Dans ces conditions, la morphologie des genitalia femelles dans le genre *Crepidogaster* renseigne peu sur les modalités de la morphogenèse de l'appareil reproducteur ectodermique. Toutefois, les mécanismes intimes du développement, liés à la régulation de l'expression génétique, sont mal connus. Lorsqu'une spécialisation secondaire conduit à l'apparition de traits morphologiques voisins de ceux qui étaient au contraire primitifs, la limite n'est pas nette entre acquisition de caractères totalement nouveaux et retour à un stade plus archaïque. C'est le cas des genitalia femelles de *Crepidogaster*, dont le développement morphogénétique n'est pas connu dans ses modalités. On peut imaginer que la genèse des conduits génitaux « court-circuite » le stade épitopique, et que les formations vaginales demeurent en permanence ouvertes au niveau des aires segmentaires VIII et IX. Il s'agit d'une spécialisation secondaire, mais l'on se situe déjà aux marges du domaine des hétérochronies de développement. Ces problèmes méritent d'autant plus d'être soulevés que des traits néoténiques ont été signalés pour d'autres caractères morphologiques dans la famille des Brachinidae (ERWIN, 1970).

Les Coléoptères Paussidae à genitalia atypiques

Les Coléoptères Paussidae ont en commun avec les Brachinidae la spécialisation des « glandes pygidiales » et la différenciation de chambres d'explosion aux dépens de l'urite IX. Les sécrétions de ces glandes défensives sont assez semblables dans leur composition, mais les chambres d'explosion sont différentes, pédonculées chez les Brachinidae, non pédonculées chez les Paussidae (DEUVE, 1988a). Pour le reste, les deux familles présentent des caractères morphologiques distincts et ont généralement été rangées dans deux phylums éloignés l'un de l'autre dans la classification des Adephaga. Récemment, EISNER (1977), BALL (1979), ERWIN & SIMS (1984), DEUVE (1988a), ont évoqué la possibilité toute hypothétique d'une relation de groupes-frères entre Paussidae et Brachinidae.

C'est également chez ces deux seules familles que l'on observe des espèces à genitalia femelles orthotopiques et à latérotergites VIII non jointifs. Les exemples les plus extraordinaires en sont les quelques espèces cavernicoles découvertes dans le nord de la Thaïlande.

Les Paussidae sont représentés, Antarctique excepté, sur toutes les formations continentales d'origine gondwanienne, ainsi que dans les régions chaudes de l'Hémisphère Nord. Trois sous-familles : les Paussinae, myrmécophiles ou termitophiles, les Metriinae, et les Ozaeninae, en général moins spécialisés bien que certaines espèces soient également commensales de fourmis. Les genitalia externes offrent une grande variabilité morphologiques mais sont en principe épitopiques. Les latérotergites VIII ne sont jamais totalement fusionnés lorqu'ils sont jointifs.

Epitopie atypique

Chez plusieurs espèces de Coléoptères Paussidae appartenant toutes à la tribu des Ozaenini, l'épitopie est atypique. Les latérotergites ne sont pas jointifs mais écartés l'un de l'autre et situés en position latérale. C'est le cas chez *Sphaerostylus punctatostriatus* (fig. 54). L'orifice génital, unique, semble ouvert en arrière du ventrite VII et serait orthotopique. En réalité, il est postérieur au repli membraneux transversal qui relie les deux latérotergites VIII, et la paroi ventrale du vagin est confondue avec la membrane réfléchie de l'aire postérieure du segment VIII (fig. 63). Cette disposition est sans doute primitive dans sa forme, puisque les latérotergites VIII ne sont pas jointifs et le vagin non encore isolé des formations membraneuses de l'arceau ventral VIII dont il dérive.

Une structure similaire existe chez quelques espèces du genre néotropical *Pachyteles*. Chez *Pachyteles undulatus* (fig. 64), l'orifice génital est ouvert entre les latérotergites VIII. Au contraire l'épitopie est typique chez d'autres espèces (fig. 62) dont le gonopore débouche en arrière de l'urite IX.

Dans ces exemples, qui concernent une minorité des espèces de la tribu des Ozaenini, l'orifice est un gonopore secondaire. Il y a constitution d'un vagin véritable dans lequel débouche l'oviducte commun et qui appartient à la *pars communis*. Coxosternite VIII et sternite IX sont absents. Ces structures ont pour intérêt de paraître plus primitives, dans la gradation de la morphogenèse, que

Source : MNHN, Paris

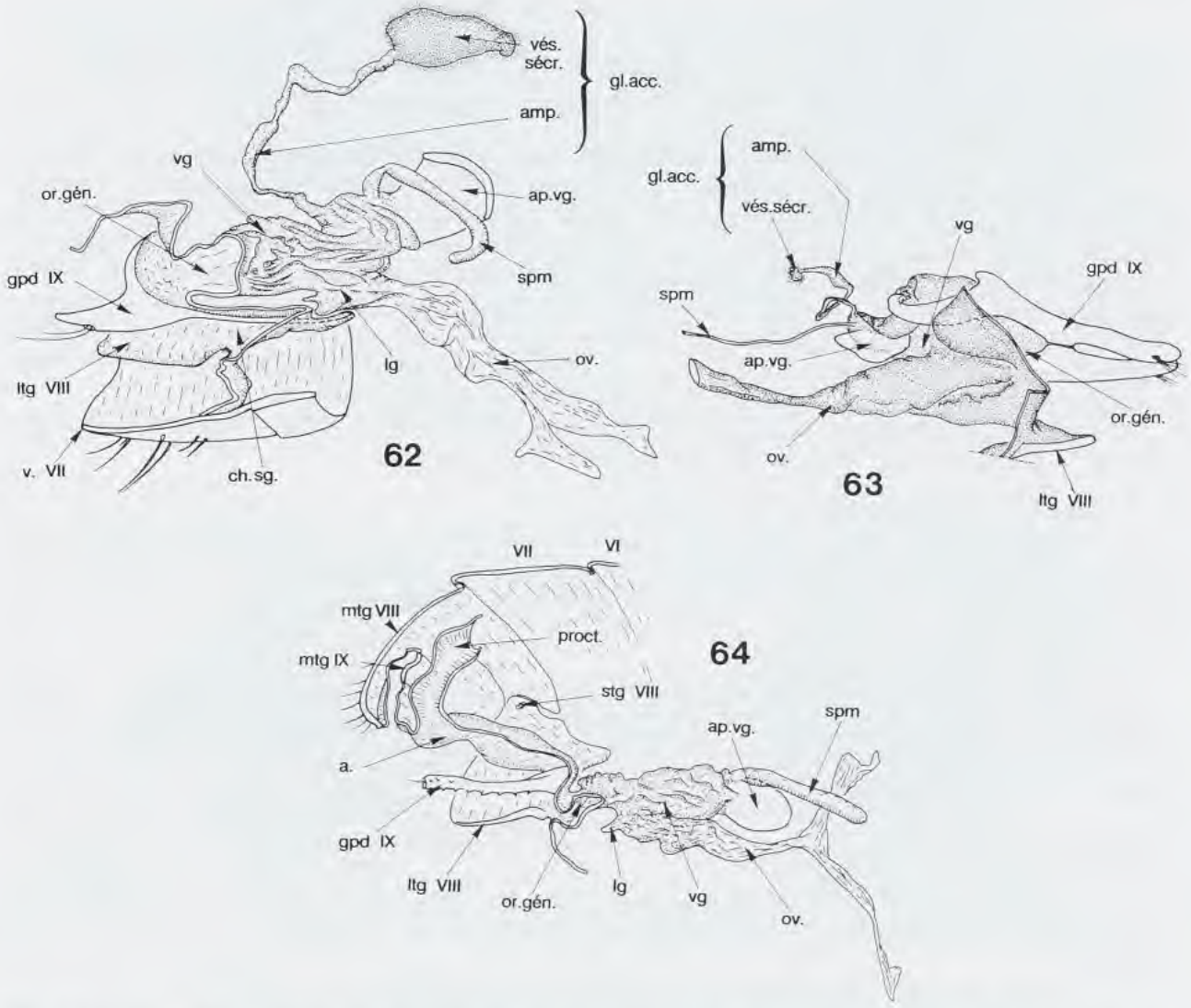


FIG. 62-64. — Position segmentaire du gonopore femelle chez les Paussidae. Coupes parasagittales. — **62** : *Pachyteles* sp. Genitalia épitopiques. Formation d'une chambre sous-génitale (*ch.sg*). Le gonopore secondaire est apparemment déporté en arrière du segment IX. — **63** : *Afrozaena lutea* (Hope). Pas de chambre sous-génitale, mais l'orifice génital est situé en arrière des latérotergites VIII, en avant des gonopodes IX qui sont soudés dorsalement. — **64** : *Pachyteles undulatus* Bates. Genitalia sub-orthotopiques. Pas de chambre sous-génitale, le gonopore est situé à peu près entre les latérotergites VIII.

FIGS 62-64. — Segmentary location of the female gonopore in Paussidae. Parasagittal section. — **62** : Pachyteles *sp. Genitalia epitopic. Formation of a subgenital chamber* (ch. sg). *The secondary gonopore seems to have shifted behind segment IX.* — **63** : Afrozaena lutea *Hope. No subgenital chamber, but genital orifice situated caudad of the laterotergites VIII and cephalad of the dorsally fused gonopods IX.* — **64** : Pachyteles undulatus *Bates. Genitalia quite sub-orthotopic. No subgenital chamber, gonopore located almost between the laterotergites VIII.*

Source : MNHN, Paris

celles observées chez la quasi-totalité des Coléoptères. Rien de comparable cependant avec les structures véritablement orthotopiques découvertes dans la tribu voisine des Eustrini.

Orthotopie véritable

La tribu des Eustrini (JEANNEL, 1946) est remarquable au sein des Paussidae Ozaeninae par la petitesse de ses représentants et leur localisation dans la région Orientale. Deux genres seulement étaient connus, *Eustra* et *Dhanya*, rassemblant un nombre restreint d'espèces, toutes épigées et humicoles. Les genitalia femelles de *Dhanya bimaculata* ont été figurés par STORK (1985). Ils sont normalement épitopiques, sans particularité notable.

Grande fut donc ma surprise de recevoir en 1986 pour étude quelques espèces cavernicoles découvertes dans des grottes de Thaïlande. Deux espèces en particulier présentaient les caractéristiques morphologiques d'une adaptation au milieu souterrain profond, avec allongement des appendices et des principales sensilles trichoïdes, et évolution régressive habituelle : anophthalmie (ou quasi-anophthalmie), dépigmentation du tégument, aptérisme. Il s'agissait de troglobies véritables, hautement spécialisés. En soi, cette découverte était importante car les Coléoptères Carabiques cavernicoles sont exceptionnels dans les milieux tropicaux. De plus, il s'agissait des premiers troglobies connus appartenant à la famille des Paussidae. Mais ce sont surtout les caractères morphologiques des genitalia femelles qui devaient s'avérer remarquables.

Pour ces deux espèces a été créé le genre *Ozaenaphaenops*. Deux espèces troglophiles de genre *Eustra* ont également été découvertes dans des conditions similaires.

a) *Les espèces troglobies du genre* Ozaenaphaenops :

Le genre *Ozaenaphaenops* est connu par deux espèces, *O. leclerci* (fig. 1) et *O. deharvengi*, découvertes dans les karsts du nord de la Thaïlande, près de la frontière birmane. Parmi les cinq exemplaires capturés figure une seule femelle, appartenant à la première espèce.

Description des genitalia femelles :

La dissection des genitalia ectodermiques de la femelle d'*Ozaenaphaenops leclerci* laisse apparaître des caractères remarquables, sans équivalent parmi les Insectes Holométaboles :

— La membrane « intersegmentaire » VII-VIII est profondément invaginée en un entonnoir dans lequel débouche l'oviducte commun (fig. 65).

— Les latérotergites VIII sont réduits et relégués en position extrêmement latérale. Non seulement ils ne se rejoignent pas médianement, mais ils sont séparés l'un de l'autre par un sclérite particulier nommé *plaque génitale*.

— Au niveau de l'urite IX, les coxostyles, monomères comme chez tous les Paussidae, sont séparés par un sclérite rubané, lui-même divisé médialement en deux portions dissymétriques (fig. 67 et 68).

— Une gouttière longitudinale scinde médio-ventralement les aires segmentaires VIII et IX et correspond à l'orifice d'une poche génitale, ou *protovagin*. Dans le fond de cette poche prennent insertion la spermathèque et un diverticule annexe (fig. 67 et 68). Un repli plus sclérifié (apophyse vaginale) correspond très vraisemblablement à une apophyse d'attache musculaire.

Interprétation

L'invagination en entonnoir de la membrane « intersegmentaire » VII-VIII rappelle par sa forme et surtout par sa localisation le *spiculum ventrale* des femelles de Coléoptères Polyphaga, lequel n'avait jamais été observé, même sous cet aspect peu sclérifié, chez les Adephaga. Surtout, cet entonnoir correspond à la première poche génitale, située à l'arrière du sternum VII, où débouche l'oviducte commun. L'orifice de ponte est donc ici le gonopore primaire, visible pour la première fois chez un imago d'Insecte Holométabole. Il est situé sur la marge postérieure, membraneuse, du segment VII et est isolé topographiquement de toute formation vaginale ou protovaginale.

Par sa position médiane entre les deux latérotergites VIII, la plaque génitale pourrait être de nature soit coxosternale, soit sternale. Cependant aucune formation appendiculaire de l'urite VIII

Source : MNHN, Paris

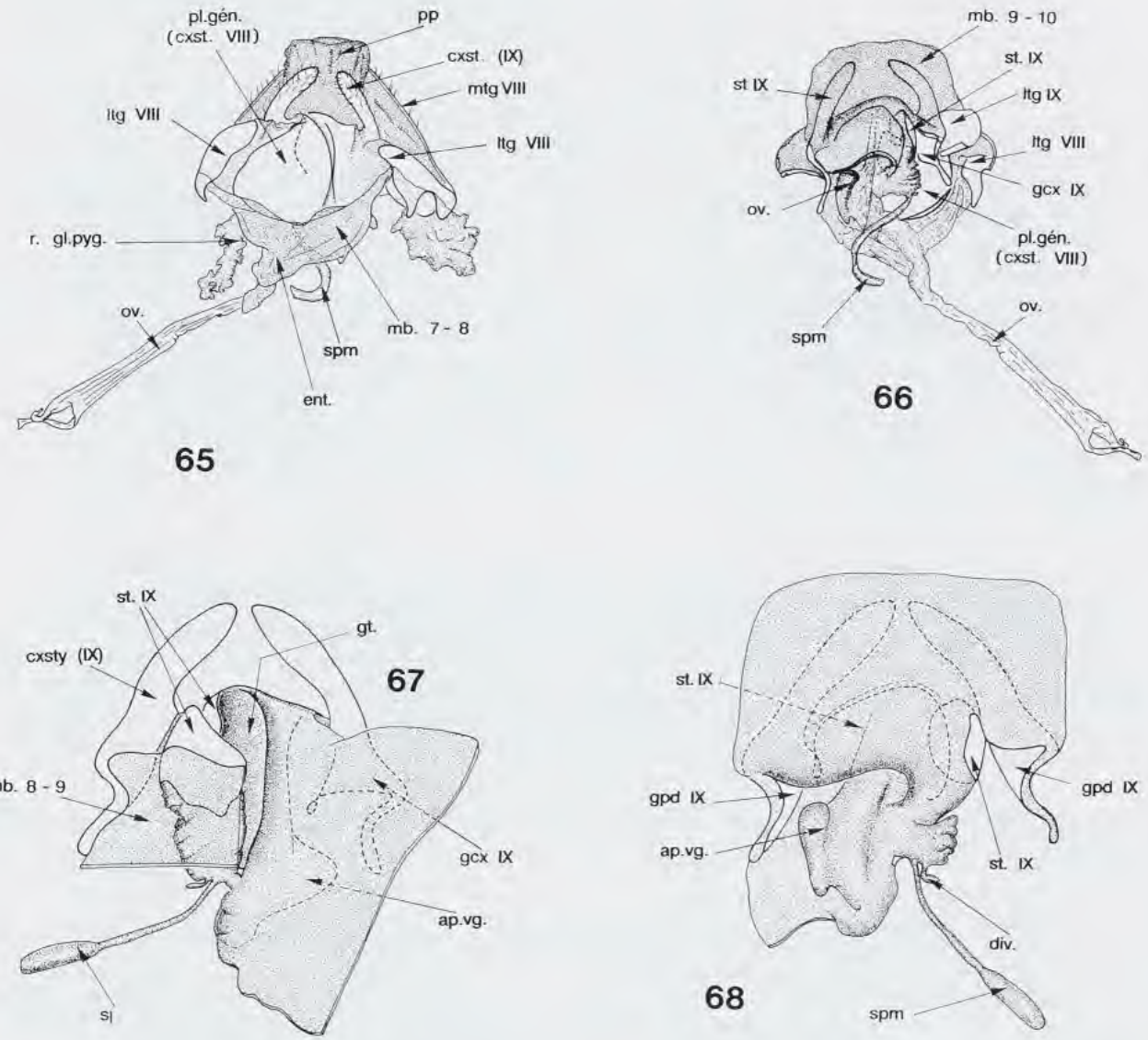


FIG. 65-68. — Genitalia femelles orthotopiques chez *Ozaenaphaenops leclerci* Deuve (Paussidae), espèce cavernicole à caractères néoténiques. — **65** : Face ventrale, vue externe du postabdomen. Le coxosternite VIII est visible. Le gonopore, primaire, débouche dans la membrane »intersegmentaire» VII-VIII. — **66** : *Idem*, face ventrale en vue interne. — **67** : Détail du même après ablation de l'urite VIII. Vue externe. Noter la conformation géométrique du sternite IX. — 68, *Idem*, vue interne.

FIGS 65-68. — Orthotopic female genitalia in Ozaenaphaenops leclerci *Deuve (Paussidae), a cave-dwelling species with neotenic characters.* — **65** : *Postabdomen, ventral face, external view. Coxosternite VIII visible. Primary gonopore located in the « intersegmentary » membrane VII-VIII.* — **66** : Idem, *ventral face, internal view.* — **67** : *Detail of the same after ablation of the urite VIII. External view. One can note the geometric shape of sternite IX.* — **68** : Idem, *internal view.*

Source : MNHN, Paris

n'est visible par ailleurs, de sorte qu'il est plus vraisemblable de tenir ce sclérite pour le coxosternite VIII. Dans ces conditions, on remarque que les latérotergites sont situés entre le stigmate et la plaque génitale. La face ventrale de l'urite VIII semble complète quant au nombre de ses sclérites constitutifs. Leur disposition est primitive.

En ce qui concerne l'urite IX, on note la présence entre les bases des coxostyles, d'un sclérite supplémentaire que sa position conduit à interpréter comme étant de nature sternale. Une telle pièce médiane intercoxale, homologue des « *intervalvulae* » de quelques rares Orthoptères, était connue, pour l'ensemble des Holométaboles, seulement chez certaines femelles de Diptères Nématocères, mais sous une forme moins différenciée. On remarque ici que ce sternite IX, divisé en deux portions et retroussé vers l'avant à ce niveau (fig. 67), permet par sa conformation géométrique le déplacement vers l'avant de l'invagination primitivement postérieure à ce segment, c'est-à-dire de la troisième poche génitale, et la mise en place d'une poche génitale unique, ouverte sous la forme d'une gouttière longitudinale qui occupe médianement les champs segmentaires VIII et IX et correspond à la formation d'un protovagin. La spermathèque prend naissance au fond de cette poche.

On remarque dans cette structure morphologique que le gonopore primaire est situé à l'arrière du segment VII et que les plaques sternales, ou coxosternales, VIII et IX sont présentes. *Toutes les parties d'origine ectodermique des genitalia ont conservé leur disposition métamérique initiale.* Des caractères analogues ont été retrouvés chez deux espèces phylogénétiquement proches, mais appartenant au genre voisin *Eustra.*

b) *Les espèces troglophiles du genre* Eustra

Le genre *Eustra* rassemble une dizaine d'espèces du Sud-Est Asiatique, toutes humicoles. Deux espèces nouvelles pour la science ont été trouvées dans des grottes du nord de la Thaïlande dans des conditions similaires à celles de la découverte des deux représentants du genre *Ozaenaphaenops*. Ces deux espèces, *Eustra lebretoni* et *E. troglophila*, ont été récoltées dans des parties profondes des grottes, dans la zone obscure, mais ne possèdent pas de caractères troglobiomorphes apparents liés à une adaptation à la vie souterraine. Ils sont considérés comme des troglophiles et rien n'interdit de penser que ces mêmes espèces puissent être rencontrées en dehors du milieu souterrain.

Cependant, les genitalia des femelles présentent des caractéristiques semblables à celles observées chez *Ozaenaphaenops*.

Description des genitalia femelles

Chez *Eustra lebretoni* (fig. 69 et 70), l'oviducte commun débouche dans un « entonnoir » membraneux situé en arrière du ventrite VII.

Les latérotergites VIII sont sclérifiés et développés, semblables à ceux des Eustrini à genitalia épitopiques, mais écartés l'un de l'autre et séparés par une plaque médiane, elle-même divisée en deux par une poche membraneuse. Au fond de cette poche débouche un long diverticule digitiforme.

Latérotergites IX et coxostyles sont semblables à ceux des autres Eustrini, mais entre les gonopodes IX s'observent deux bourrelets sclérifiés, inégaux, séparés par l'extrémité postérieure de la poche membraneuse médiane.

Cette poche, qui occupe la partie ventro-médiane des segments VIII et IX, est tapissée sur la face interne de sa cuticule, de glandes apparentes après traitement à la potasse sous la forme d'un « chevelu » de canalicules.

Chez *Eustra troglophila* (fig. 71 et 72), les genitalia sont identiques, à quelques détails près concernant la forme des replis de la poche genitale.

Interprétation :

La morphologie des genitalia femelles de ces deux espèces troglophiles du genre *Eustra*, est comparable à celle observée chez *Ozaenaphaenops*, de sorte que leur interprétation ne saurait différer. Le gonopore primaire, situé sur « l'intersegment » membraneux VII-VIII, est distinctement visible sur le versant dorsal de l'entonnoir (fig. 70). La plaque génitale, située entre les latérotergites VIII, est le

Source : MNHN, Paris

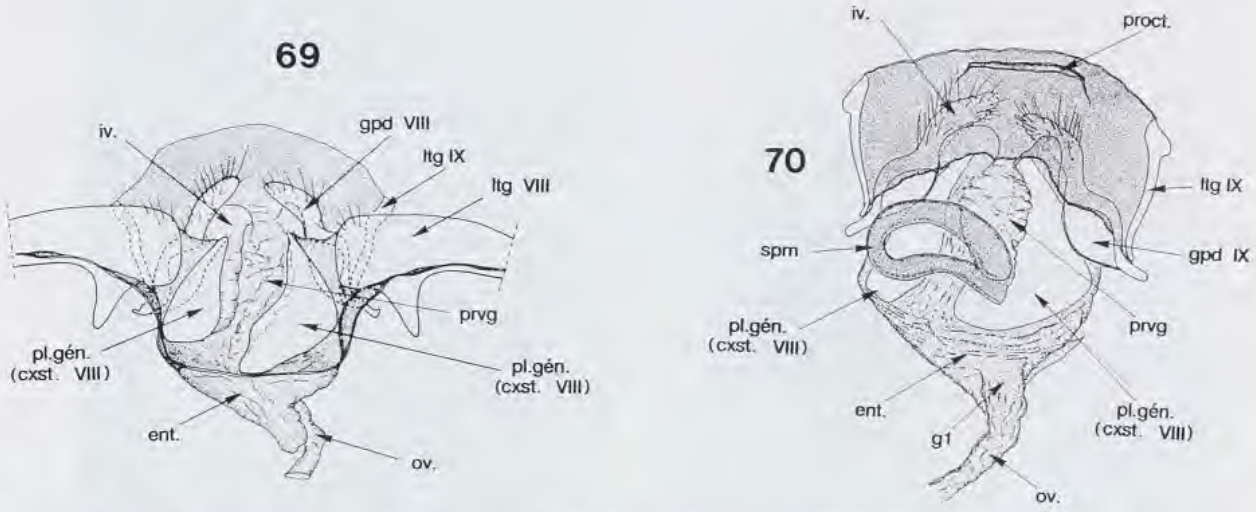


FIG. 69-70. — Genitalia femelles orthotopiques chez *Eustra lebretoni* Deuve (Paussidae), espèce cavernicole à caractères néoténiques. — **69** : Face ventrale, vue externe. Le coxosternite VIII, situé entre les deux latérotergites VIII écartés l'un de l'autre, est bien visible. — **70** : Face ventrale, vue interne. Le gonopore primaire débouche dans la membrane située *en avant* du coxosternite VIII. Formations protovaginales (*prvg*) et oviducte (*ov.*) sont topographiquement séparés.

FIGS 69-70. — Orthotopic female genitalia in Eustra lebretoni *Deuve, a cave-dwelling species with neotenic characters.* — **69** : *Ventral face, external view. Coxosternite VIII located between the two laterotergites VIII which are distant from each other.* — **70** : *Ventral face, external view. Primary gonopore located in the membrane* ahead *the coxosternite VIII. Protovagina* (prvg) *and oviduct* (ov.) *topographically separated.*

coxosternite VII, divisé en deux par une poche génitale membraneuse qui représente le protovagin où débouche la spermathèque. Les deux bourrelets sclérifiés localisés entre gonopodes IX correspondent aux intervalvulae (vestiges du sternite IX).

On remarque que le protovagin est séparé du gonopore primaire et occupe en longueur les aires ventrales VIII et IX. Les plaques sternales VIII et IX sont en place. Ces genitalia ont une disposition métamérisée en rapport avec leur origine segmentaire théorique.

— *Discussion sur l'interprétation des genitalia à métamérie apparente*

La découverte chez quelques espèces cavernicoles de Thaïlande, de genitalia femelles « métamérisés » (il faudrait dire : « à métamérie initiale apparente ») tels qu'il ne s'en rencontre chez aucun autre insecte Holométabole adulte, pose des problèmes d'interprétation. S'agit-il d'une spécialisation secondaire, de l'acquisition de caractères nouveaux, ou d'un état primitif ?

Ce que l'on sait de la morphogenèse des genitalia ectodermiques, d'origine trisegmentaire chez les Coléoptères, conduit à reconnaître dans la structure postabdominale de ces insectes la fixation d'une étape précoce du développement. La première poche génitale est représentée concrètement par une invagination membraneuse en forme d'entonnoir dans laquelle débouche l'oviducte commun. Le gonopore primaire est localisé sur la marge postérieure, ventrale, du segment VII. Isolées de cette poche mais raccordées entre elles, les deuxième et troisième poches génitales forment ensemble un protovagin sacculaire dans lequel débouche la spermathèque. Cette vésicule membraneuse occupe les aires ventrales VIII et IX. Cette disposition semble une illustration dans la réalité du schéma morphogénétique obtenu après observation du développement préimaginal et d'après l'étude des caractéristiques morphologiques de l'abdomen des imagos (fig. 75). On ne pouvait imaginer meilleure confirmation de ce modèle.

Source : MNHN, Paris

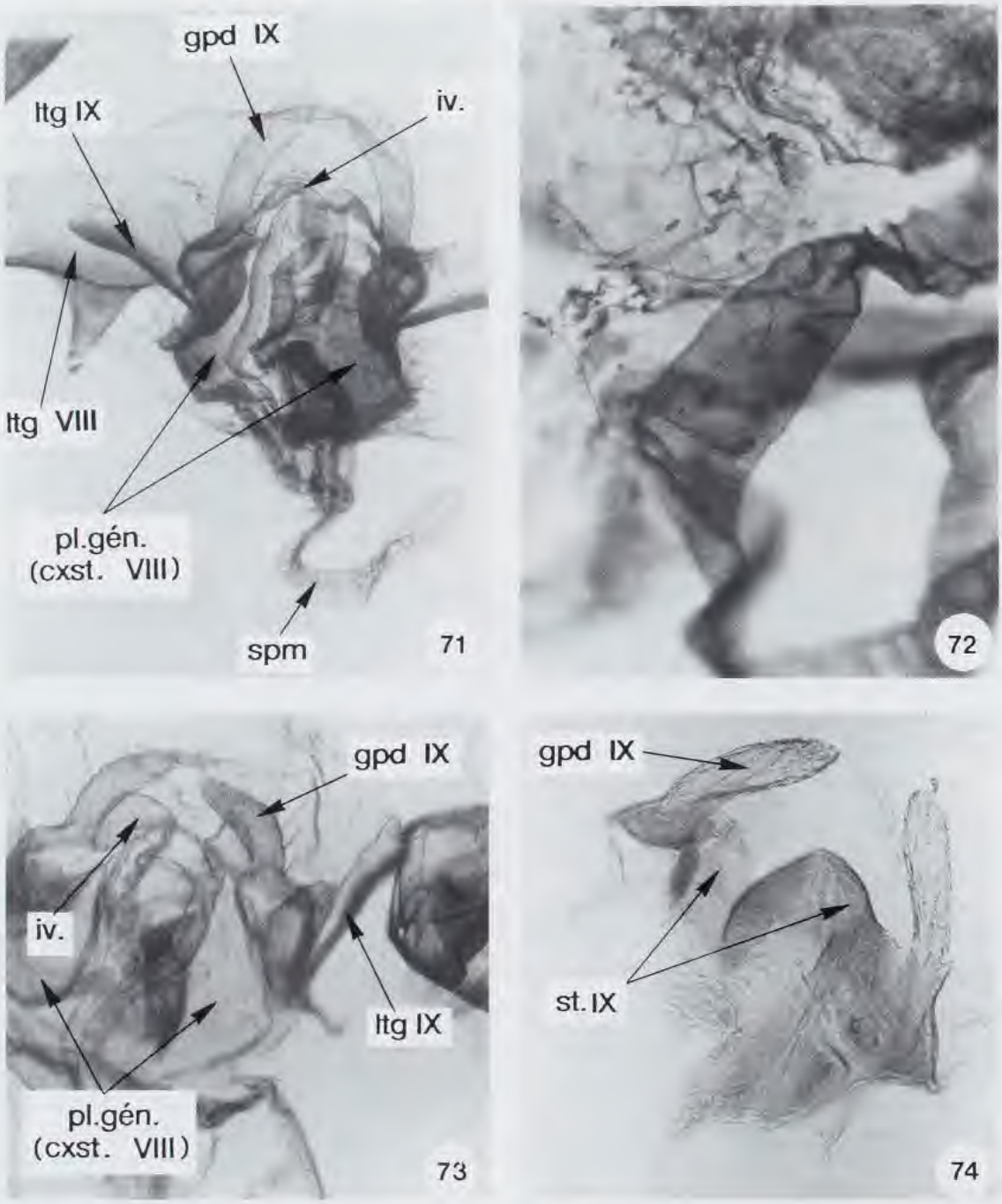


FIG. 71-74. — Genitalia femelles orthotopiques chez des Paussidae à caractères néoténiques. — **71** : *Eustra troglophila* Deuve, face ventrale, vue interne, des urites VIII et IX. — **72** : *Idem*, détail montrant la présence de nombreux canalicules glandulaires sur la paroi du protovagin. — **73** : *Eustra lebretoni* Deuve, face ventrale, vue interne, des urites VIII et IX. — **74** : *Ozaenaphaenops leclerci* Deuve, face ventrale, vue interne de l'urite IX montrant la conformation géométrique du sternite.

FIGS 71-74. — Orthotopic female genitalia in Paussidae with some neotenic characters. — **71** : Eustra troglophila *Deuve, urites VIII and IX, ventral face, internal view.* — **72** : Idem, *detail showing the presence of many glandular ductules on the wall of the protovagina.* — **73** : Eustra lebretoni *Deuve, ventrites VIII and IX, ventral face, internal view.* — **74** : Ozaenaphaenops leclerci *Deuve, ventral face, internal view, of urite IX showing the geometric shape of the sternite.*

Source : MNHN, Paris

L'hypothèse de la disparition des sternites VIII et IX de l'imago, par suite de leur participation à la mise en place des genitalia internes, a été posée, rappelons le, non pas à la suite d'observations des processus de morphogenèse, mais d'après l'étude des caractéristiques de l'exosquelette imaginal. Il est donc remarquable de retrouver chez des exemplaires adultes ces deux sclérites présents et dans leur position d'origine. Là encore, on ne pouvait espérer meilleure confirmation du schéma théorique. En d'autres termes, on retrouve ici, chez l'imago, des structures des genitalia femelles qui sont celles des tous premiers stades du développement habituel de cet organe. Une telle disposition, que l'on peut qualifier de primaire, peut exister aux stades préimaginaux (larves âgées ou nymphes) des autres insectes, mais sont d'observation difficile par suite d'une faible sclérification du tégument. On retrouve aussi des structures comparables chez les Thysanoures adultes.

La question se pose de savoir si ces quelques espèces cavernicoles à genitalia orthotopiques sont des insectes primitifs, véritables « fossiles vivants des cavernes », ou si tout au contraire ils ont acquis secondairement ce caractères spécialisé qu'est l'arrêt précoce du développement morphogénétique des organes génitaux.

Ces espèces des genres *Ozaenaphaenops* et *Eustra* appartiennent incontestablement à l'ordre des Coléoptères dont elles partagent les caractères spécialisés propres (autapomorphies). Les tenir pour primitives d'après les particularités des genitalia femelles, reviendrait à affirmer l'extrême ancienneté des Coléoptères au sein des Ptérygotes alors qu'ils partagent des caractères évolués communs avec les autres Holométaboles et surtout avec les Névroptéroïdes. La monophylie [4] des Coléoptères, celle des Adephaga, des Paussidae, des Eustrini (cf. STORK, 1985), ont chacune été établies. Or les genitalia femelles sont épitopiques dans tous ces groupes. En toute logique, affirmer que les genitalia femelles orthotopiques de quelques espèces d'Eustrini cavernicoles sont primitifs, reviendrait à dire que les genitalia épitopiques sont apparus secondairement et indépendamment (ou par évolution parallèle), à la fois chez les autres Eustrini, chez les autres Paussidae, chez les autres Adephaga, et chez les autres Coléoptères. Une telle hypothèse n'est pas vraisemblable lorsque l'on sait qu'aucun autre cas de genitalia orthotopiques n'a été observé chez l'imago dans ces groupes taxonomiques.

La structure si remarquable des organes génitaux femelles ectodermiques de ces espèces cavernicoles doit donc être considérée comme une acquisition secondaire et une spécialisation. On remarque d'ailleurs que, chez le mâle des mêmes espèces, les genitalia ne présentent aucune particularité (fig. 80) et possèdent les caractères évolués de la tribu (absence de tergite X, absence de phallobase sclérifiée, etc.).

Il peut paraître surprenant, sinon paradoxal, de tenir pour évolués des caractères primitifs d'aspect. Mais si ceux-ci représentent la fixation d'un stade précoce du développement, il suffit de considérer l'arrêt de la morphogenèse comme une spécialisation secondaire, ce qui ne pose aucune difficulté théorique. On entre là dans le domaine classique des *hétérochronies de développement*, c'est-à-dire des différences *relatives* de vitesse dans la mise en place et la différenciation des organes ou des traits morphologiques les uns par rapport aux autres, et cela jusqu'au stade adulte final qui marque en principe l'arrêt de ces processus différentiels.

Ces hétérochronies peuvent affecter au même titre tous les caractères de l'holomorphe, mais la maturité sexuelle prend une place particulière puisque son acquisition correspond le plus souvent à l'étape terminale du développement de l'organisme. De ce fait, l'existence d'une capacité de reproduction sert fréquemment de référence dans les classifications qui ont été proposées pour les différents types d'hétérochronie.

Il est convenu de nommer *néoténie* tout retard *relatif* de développement d'un trait morphologique, d'un organe (néoténie partielle) ou d'un organisme (néoténie totale), par rapport à la maturité sexuelle et à la faculté de reproduction. Il est à noter que la néoténie peut être due à un *retard* du développement des caractères somatiques, ou bien à une *accélération* des processus de

4. DUBOIS (1986) précise à juste titre qu'il est plus correct d'employer le terme « monophylétisme ». Cependant, « monophylie », traduit trop rapidement de l'anglais, est d'un emploi moins pesant et peut à la limite se justifier étymologiquement. Ce mot est en voie d'être consacré par l'usage.

Source : MNHN, Paris

maturation sexuelle. Dans le deuxième cas, on peut parler de *progenèse* (GOULD, 1977) ou de *néosystellie* (DUBOIS, 1985).

En ce qui concerne les Paussidae cavernicoles à genitalia femelles métamérisés (genres *Ozaenaphaenops* et *Eustra*), la persistance chez l'adulte reproductif de structures qui sont celles habituellement observées aux stades préimaginaux, correspont à une *néoténie partielle* localisée à l'extrémité postabdominale des seules femelles. Il s'agit selon toute vraisemblance d'un retard relatif du développement des genitalia ectodermiques eux-mêmes, puisque par ailleurs les autres caractères somatiques ont suivi jusqu'à leur terme normal leur processus de morphogenèse.

Les exemples de néoténie chez les Insectes sont en général rapportés à une modification de la balance hormonale, elle-même consécutive de conditions extérieures particulières ou à déterminisme génétique aléatoire. Une augmentation du taux d'hormone juvénile dans l'hémolymphe est souvent avancée comme hypothèse explicative. Cependant, des néoténies aussi localisées que chez *Ozaenaphaenops* sont exceptionnelles chez les Insectes. On peut rapprocher de ce cas celui des Notoptères au sujet desquels MATSUDA écrit (1976 : 14) : « *Another case of apparent neoteny is seen in* Grylloblatta *(Grylloblattodea). Apparent primitive features of structures in this apterous genus (order) are retention of the metathoraric spina and the first abdominal sternum, absence of the female subgenital plate, paired penes, lack of the tubular accesory glands in the male, etc. At least some of these apparent plesiomorphic conditions of structures can be attributable to prematurate arrest in morphogenetical process (neoteny). The species of* Grylloblatta *are apterous and usually cavernicolous.* »

D'une façon analogue, on peut penser que les conditions de vie souterraine dans lesquelles évoluent les espèces du genre *Ozaenaphaenops* et *Eustra* en Thaïlande, ne sont pas étrangères à la présence de traits néoténiques chez ces Insectes. Déjà JEANNEL (1926) avait noté la persistance générale de caractères préimaginaux chez les Coléoptères cavernicoles, mais jamais un retard de développement aussi localisé et aussi marqué n'avait été observé.

Une étude endocrinologique serait à entreprendre pour comprendre les mécanismes hormonaux liés aux conditions particulières de la morphogenèse chez ces Insectes. Il ne fait guère de doute toutefois que cette néoténie soit fixée génétiquement.

DUBOIS (1979) a récemment écrit : « *en ce qui concerne l'étude de la métamérie, peut-être n'est-il pas absurde d'espérer découvrir des « monstres » ou des « mutants » qui par exemple « déplieraient » partiellement cette tête si « concentrée », si « tassée » sur elle-même des Annélides ou des Arthropodes, et en faciliteraient l'étude ?* ». Dans le cas qui nous intéresse, il ne s'agit pas de « monstres », ni de « mutants », mais il est certain que les genitalia femelles de nature plurimétamérique des Insectes Ptérygotes, ont été ici « dépliés » et ont « dévoilé » leur structure constitutive !

LA MORPHOGENÈSE DES GENITALIA FEMELLES CHEZ LES INSECTES HOLOMÉTABOLES

L'interprétation nouvelle des homologies des sclérites du postabdomen des femelles de Coléoptères permet de proposer un schéma simple qui en résume les principaux traits. Ce modèle est avant tout issu de l'étude de l'organisation des sclérites et de leur musculature sur l'imago, en relation avec ce que l'on sait du développement morphogénétique (voir notamment HEBERDEY, 1931), mais il a été confirmé a posteriori par la découverte d'espèces à genitalia néoténiques (DEUVE, 1987a).

La figure 75 représente schématiquement la configuration des genitalia externes à un stade orthotopique. La métamérie primaire est apparente. C'est une reconstitution théorique, mais aussi un plan structural qui a été directement observé chez les quelques espèces cavernicoles en question.

Les zones en grisé correspondent aux invaginations du tégument, ou « poches génitales ». Le gonopore primaire est situé comme il se doit sur l'« intersegment VII-VIII » (c'est-à-dire, pour être plus rigoureux, sur la marge postérieure, membraneuse, du sternum VII). Plus en arrière, une invagination longitudinale scinde médianement les sternums VIII et IX. Cette poche génitale est le protovagin.

Le sternite IX est bien visible entre les gonopodes IX. Le coxosternite VIII est également individualisé et forme une *plaque génitale* entre les latérotergites VIII.

Source : MNHN, Paris

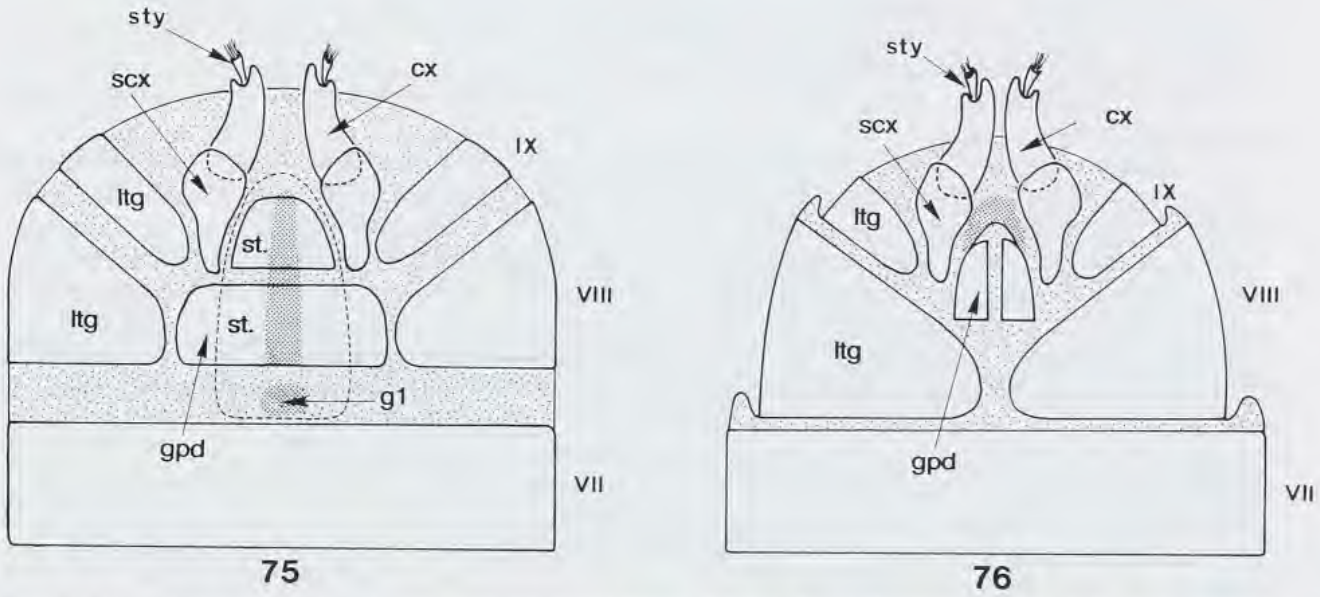


FIG. 75-76. — Schémas expliquant l'évolution du postabdomen définitif des Coléoptères à partir d'un stade primitif métamérisé.

75 : Stade orthotopique, à métamérie primaire apparente : les aires sternales VIII et IX sont en place et sclérifiées. Le gonopore primaire (*g1*) est situé sur « l'intersegment » VII-VIII. Une poche génitale longiligne scinde médianement les sternums VIII et IX et correspond au protovagin. Les latérotergites VIII et IX sont situés en positions latérales. L'aire circonscrite par un tireté correspond à la zone qui s'invaginera pour former les genitalia définitifs (oviducte commun et protovagin seront alors réunis).
76 : Stade définitif avec genitalia épitopiques. Le gonopore secondaire est situé en apparence en arrière du segment VIII, ici entre les gonopodes IX. Les latérotergites VIII se rejoignent médianement et peuvent fusionner pour former un arceau ventral secondaire. Les aires sternales VIII et IX sont totalement invaginées (formation du vagin définitif). Les gonopodes VIII ont migré vers l'arrière, non loin de la base des gonopodes IX.

FIGS 75-76. — Diagrams showing the evolution, in Coleoptera, from a primitive metameric stage to the definitive structure of the postabdomen.

75 : *Orthotopic stage with apparent primary segmentation : sternal areas VIII and IX are in their theoretical location and well sclerified. Primary gonopore (*g1*) located on the « intersegment » VII-VIII. Medial and elongate genital pouch in sternal areas VIII and IX, which corresponds to the protovagina. Laterotergites VIII and IX located in lateral positions. The area delimited by a dashed line is the sector which will be invaginated for forming the definitive genitalia (common oviduct and protovagina will then be joined together).*
76 : *Definitive stage with epitopic genitalia. Secondary gonopore apparently located caudad of segment VIII (here between gonopods IX). Laterotergites VIII joined together and sometimes fused and forming a secondary ventral arch. Sternal areas VIII and IX completely invaginated (forming the definitive vagina). Gonopods VIII have shifted backwards, not far from the base of gonopods IX.*

La ligne circulaire en tirets représente les limites supposées de l'invagination qui concourt à la formation des genitalia définitifs des Coléoptères, avec formation d'un gonopore secondaire. On aboutit dans ce cas à des genitalia épitopiques comme ceux représentés sur la figure 76.

Sur cette seconde figure, l'orifice génital correspond en effet à la zone en grisé située entre les gonopodes IX, en arrière du segment VIII (épitopie). De la plaque génitale ne subsistent que des portions latérales interprétées comme des gonopodes VIII (gonocoxites ou plutôt gonosubcoxites), d'ailleurs absents chez la plupart des Coléoptères, qui se sont déplacés vers l'arrière. De ce fait, les latérotergites VIII peuvent se rejoindre médianement pour former le nouvel arceau ventral que les coléoptéristes ont souvent interprété à tort comme le « sternite VIII ».

A défaut d'un contre-exemple le schéma de la figure 76 vaut pour le plan de base des Coléoptères dans leur ensemble. D'après ce modèle, les sternites VIII et IX sont absents car invaginés dans les voies génitales femelles à l'élaboration desquelles ils ont participé.

Source : MNHN, Paris

Les gonopodes IX sont rapprochés l'un de l'autre de part et d'autre de l'orifice génital.

La question se pose de savoir si ce modèle qui fait ressortir l'absence des sternites des « segments génitaux » est vrai pour les autres Ptérygotes Holométaboles. Une succincte revue des différents ordres donne des éléments de réponse.

Le type de genitalia des Coléoptères femelles se retrouve identique chez les Neuropteroidea (cf. MICKOLEIT, 1973).

Chez les Hyménoptères persiste un appareil ovipositeur avec gonapophyses. Cependant, les aires ventrales interappendiculaires VIII et IX sont toujours membraneuses, de sorte qu'il n'existe jamais de sternites VIII et IX (SNODGRASS, 1933; MATSUDA, 1976; BITSCH, 1979).

Les segments génitaux des Mécoptères ont été étudiés par MICKOLEIT (1975). Cet auteur a noté la conformation paire du ventrite des segments VIII et IX, mais il a interprété les deux sclérites correspondants comme des coxosternites. Les arguments qui permettent de rejeter cette identification ont déjà été exposés à propos des Coléoptères. Il s'agit plutôt de latérotergites. Chez les Lépidoptères femelles, les urites VIII et IX, mais aussi les pleures correspondants forment souvent deux anneaux sclérifiés complets dont tous les composants ont fusionnés. La parité des ventrites VIII et IX s'observe parfois mais (J. MINET, comm. pers. orale) surtout chez les Lépidoptères supérieurs. Elle est apparente toutefois chez certains Lépidoptères inférieurs. Par exemple, le ventrite VIII des mâles de *Micropterix* (HANNEMANN, 1957) ou *d'Heterobathmia* (KRISTENSEN & NIELSEN, 1979), montre clairement la présence de deux sclérites constitutifs. Interprétés par les lépidoptéristes comme des sternites, ces sclérites seraient plutôt des latérotergites et peuvent former un synsclérite latérotergal et même holotergal.

La situation est un peu plus complexe chez les Diptères femelles. L'orifice génital est épitopique, situé en arrière du segment VIII (HENNIG, 1973; MCALPINE, 1981). Chez les Mycetophiloidea, le ventrite VIII est *« parfois divisé en deux sur la ligne médiane »* (MATILE, 1986 : 62). Cette parité fréquente de l'arceau ventral VIII (hypogynium) a été évoquée par MATSUDA (1976 : 351) et ressort des nombreuses figures données par MCALPINE (1981) pour l'ensemble des Nématocères. Selon toute probabilité, il s'agit de latérotergites VIII, l'épitopie de l'orifice génital impliquant la disparition du véritable sternite VIII. ULRICH (1991) a récemment retenu cette interprétation. En revanche, des traces du sternite IX persisteraient dans certains cas chez des femelles de Nématocères sous la forme d'une bande plus ou moins sclérifiée reliant les gonocoxites IX (SAETHER, 1977 : 4). Chez le mâle des Diptères, un sclérite impair interprété comme le sternite IX appartient au plan de base de l'ordre (MATILE, 1986), au même titre semble-t-il que le vinculum chez les Lépidoptères, mais ces homologies demanderaient pour le moins à être confirmées.

De ce très rapide survol dont ont été exclus Trichoptères et Siphonaptères par manque d'informations précises, il ressort tout de même que le schéma proposé pour expliquer la formation des genitalia femelles chez les Coléoptères (fig. 101) procure des enseignements pour mieux comprendre les structures homologues dans l'ensemble des Holométaboles. En particulier, il semble bien établi que dans le sexe femelle le sternite VIII est toujours absent, ainsi que le sternite IX à l'exception de quelques Diptères Nématocères. La parité des ventrites VIII et IX (latérotergites) a été constatée dans tous les ordres. On peut même généraliser ce résultat, avec prudence, à la majorité des Insectes Ptérygotes.

LES VOIES GÉNITALES ECTODERMIQUES DES FEMELLES D'ADEPHAGA

Les généralités concernant la morphogenèse des voies génitales ectodermiques femelles ont été présentées dans les chapitres précédents. Elles ont permis d'insister, à la suite des observations du développement, sur la nature trisegmentaire de cet organe chez les Coléoptères, ainsi que sur l'épitopie de l'orifice génital. Ces données ont été confirmées par la découverte des quelques espèces à genitalia néoténiques dont il a déjà été question.

Contrairement aux genitalia des mâles, qui ont été intensivement utilisés pour fonder ou préciser la classification des familles de Coléoptères Adephaga, la morphologie des genitalia femelles

Source : MNHN, Paris

a été peu étudiée, bien qu'elle représente à elle seule une source d'informations tout aussi riche. Les raisons en sont complexes. L'une d'elles tient aux difficultés techniques de la dissection et de la préparation. La présence d'une intima cuticulaire qui moule dans le détail les moindres replis des épithéliums ectodermiques permet cependant une étude facile après traitement à la potasse caustique et coloration.

HOLDHAUS (1912) sur *Microlestes* et FRANZ (1929) sur *Carabus* furent des précurseurs dans l'étude des genitalia internes des femelles d'Adephaga et mirent en évidence des structures particulières à chacun de ces deux genres, variables selon les espèces. Dans les années plus récentes, MATEU surtout a utilisé la morphologie de ces organes dans des travaux ponctuels de systématique, trop nombreux pour être cités ici (notamment MATEU, 1963), mais donnant une illustration précieuse des variations observées qui ont pu être utilisées pour caractériser des taxons du groupe-genre ou du groupe-espèce. Enfin, SCHULER a publié de 1960 à 1974 une suite d'études sur les genitalia des Adephaga terrestres d'Europe, riches en informations, mais ne pouvant servir de références car manquant de fondations théoriques solides et s'égarant trop souvent dans des considérations parasites qui en ont altéré la qualité première.

Pour un historique plus détaillé des études sur le sujet, on pourra se reporter à IABLOKOFF-KHNZORIAN (1974). Récemment, quelques auteurs ont utilisé les caractères des genitalia femelles dans leurs publications de systématique ou de taxonomie, notamment MATEU (notamment 1963, 1982a, 1982b), FREITAG (1972), ERWIN & KAVANAUGH (1981), LIEBHERR (1986), CASALE (1988).

Caractères généraux

En se plaçant dans l'hypothèse théorique, mais admise, de l'origine trisegmentaire des genitalia femelles internes des Adephaga, on peut dire que ceux-ci résultent de la coalescence des trois poches génitales primordiales, ou plus exactement de la poche oviductaire et du protovagin. Il est donc intéressant, et possible, de retrouver chez l'imago les traces de cette fusion.

Si l'on se représente dans l'espace ce raccordement et la formation d'une poche ectodermique unique constituant la pars communis définitive, on conçoit aisément que l'oviducte doit être plus ventral que les formations issues du développement du protovagin (spermathèque, glande accessoire, bourse copulatrice). Cette disposition s'observe en effet chez la quasi-totalité des Adephaga. Les deux seules exceptions connues sont, d'une part, quelques espèces de la famille des Psydridae (fig. 231) qui présentent une spermathèque plus ventrale que l'oviducte ; d'autre part le Pausside *Metrius contractus* (fig. 37). Dans le premier cas il s'agit d'une différenciation secondaire qui affecte un groupe d'espèces peut-être monophylétique. Dans le second, les structures des genitalia internes sont identiques à celles de toutes les autres espèces de la famille des Paussidae (comparer fig. 37 et 36 ; ou 37 et 62), mais inversées comme résultant d'une rotation de 180°). Par analogie avec les genitalia mâles de quelques Coléoptères, l'appareil génital ectodermique interne de *Metrius* pourra être qualifié de *catopique*.

La position ventrale de l'oviducte est générale chez les Adephaga. Plus intéressante encore est la présence de formations vestigiales. A la base de l'oviducte peut être observée une languette membraneuse pour laquelle je propose le nom de *ligula basalis*. Cette ligula est visible dans de nombreuses familles, tout particulièrement chez les Paussidae (fig. 128, 129, 131, 134, 135), mais aussi chez les Carabidae (fig. 123), Cicindelidae (fig. 117), Nebriidae (fig. 174, 187), Elaphridae (fig. 199), Scaritidae (fig. 213), Apotomidae (fig. 218), Psydridae (fig. 229) etc. Lorsque les genitalia sont en place dans l'abdomen, la ligula est située en arrière du ventrite VII, mais en avant du plan occupé par les latérotergites VIII (fig. 53). Il est vraisemblable que cette formation membraneuse représente un vestige de la base de l'oviducte qui débouchait dans le gonopore primaire avant le raccordement aux structures protovaginales et la mise en place d'un gonopore secondaire fonctionnel.

Chez les Carabidae (fig. 38, 123, 124, 125, 126), Cicindelidae (fig. 116, 121) et Migadopidae (fig. 192), se différencie parfois un *sclérite ligulaire*, situé sur la ligula et servant d'apophyse d'attache à des muscles reliés à l'urite VIII (pour la musculature, cf. BILS, 1976). La variabilité de ce sclérite a été étudiée par FRANZ (1929) dans le genre *Carabus*. Il ne doit cependant pas être confondu avec

Source : MNHN, Paris

les véritables apophyses vaginales qui, elles, sont plus dorsales que l'oviducte et reliées par une musculature à l'urite IX.

L'origine mixte des genitalia internes est morphologiquement apparente surtout chez les Paussidae (fig. 131), mais aussi chez les Cicindelidae (fig. 117) et Carabidae (fig. 123), trois familles qui possèdent par ailleurs de nombreux caractères plésiomorphes. La conformation géométrique de l'ensemble permet de distinguer les territoires liés à l'oviducte (segment VII de l'abdomen) de ceux de nature vaginale (segments VIII et IX). Dans certains cas, des plaques sclérifiées qui pourraient correspondre au sternite VIII, renforcent la paroi du vagin, non loin de la base de l'oviducte (fig. 122, 131).

Typiquement, la véritable *apophyse vaginale* est un sclérite situé entre la base de l'oviducte et la spermathèque. Il s'agit d'un repli sclérifié du tégument sur lequel s'insèrent des muscles de l'urite IX.

L'apophyse vaginale a été observée seulement chez les Paussidae, où elle est rarement absente, et chez les Broscidae. Le sclérite situé à la base du conduit de la spermathèque chez *Elaphrus* (Elaphridae) en est peut-être homologue (fig. 198).

D'autres sclérifications, de formes et de positions diverses, sont visibles sur le vagin de nombreux Adephaga, mais semblent d'un intérêt secondaire en morphologie comparée car les homologies ne peuvent dans la plupart des cas être établies. Le « *sclérite helminthoïde* » (cf. p. 165) présente cependant un intérêt particulier puisqu'il se retrouve identique dans plusieurs familles dont les affinités phylogénétiques sont suspectées.

Après l'oviducte et les apophyses d'attache musculaire, la « spermathèque » et les formations glandulaires sont les principales structures que l'on observe sur les genitalia ectodermiques internes. Elles présentent d'importants aspects fonctionnels qui mériteraient d'être précisés dans le cadre d'études fines histologiques et histochimiques. En particulier, le terme de spermathèque ne devrait être utilisé qu'en rapport à une fonction précise de stockage et de conservation du sperme dans les voies génitales femelles, après l'accouplement, mais avant la fécondation. C'est cependant d'après les seuls critères morphologiques que les coléoptéristes s'accordent pour nommer « spermathèque » un diverticule tubulaire ou vésiculaire qui débouche dans le vagin, généralement non loin de l'oviducte, mais plus dorsal que celui-ci. D'après MATSUDA (1976 : 98) : *« The border between the common oviduct and the vagina is marked roughly by the point of entry of the spermatheca (...) »*. Le diverticule plus ou moins différencié ou spécialisé qui est nommé spermathèque chez les Coléoptères, correspond à cet emplacement dans ce qui semble être le plan de base des voies génitales. Néanmoins, on observe chez les Adephaga une telle diversité morphologique de ces structures qu'il n'est pas douteux que la *fonction* de spermathèque, quand elle existe, peut être assurée par des parties d'organes qui ne sont pas nécessairement homologues. En l'attente d'études plus approfondies, c'est par commodité de langage, mais au risque de confusions, que l'on nomme « spermathèque » une divarication impaire du vagin.

En théorie, ainsi que le rappelle BITSCH (1979), la poche génitale du segment VIII (« 2ème poche génitale ») est à l'origine de la spermathèque, tandis que les glandes accessoires sont issues de la poche génitale du segment IX (« 3ème poche génitale »). La coalescence de ces deux poches conduit à la formation du protovagin, puis du vagin définitif. Dans ces conditions, les glandes accessoires doivent être en situation plus dorsale, c'est-à-dire plus postérieure, que la spermathèque sur le vagin de l'imago. C'est ce que l'on observe généralement, sinon toujours. Cependant, chez les Coléoptères, la glande accessoire est unique, lorsqu'elle est présente, donc impaire.

Cette condition, qui serait primitive, d'une glande accessoire plus dorsale que la spermathèque, est présente dans de nombreuses familles d'Adephaga comme les Paussidae (fig. 134, 137, 138, 140, 141), Omophronidae (fig. 167), Hiletidae (fig. 204 à 207), Scaritidae (fig. 210, 213), Apotomidae (fig. 218), Psydridae (fig. 226), Broscidae (fig. 236, 237, 241). La glande est typiquement constituée d'une *vésicule sécrétoire* qui fait fonction de réservoir. Après traitement à la potasse, l'intima cuticulaire de cette formation apparaît tapissée de canalicules cellulaires. Un canal efférent, avec souvent un renflement ampulliforme, permet l'évacuation dans le tractus génital des produits sécrétés (fig. 36, 37, 62, 128).

Source : MNHN, Paris

La glande accessoire est parfois absente, mais dans ce cas, elle est souvent « remplacée » par une glande similaire, nommée *glande annexe*, qui débouche dans la spermathèque elle-même. Un point important mérite d'être souligné : *glande accesoire et glande annexe n'ont jamais été observées simultanément dans les genitalia internes des femelles d'Adephaga*. La question de l'homologie des deux glandes peut être posée. La glande annexe existe dans les familles suivantes : Brachinidae (fig. 146 et suivantes), Amphizoidae (fig. 56), Nebriidae (fig. 176, 177), Scaritidae (fig. 214), Psydridae (fig. 233, 234), Trechidae (fig. 245, 246), Harpalidae (voir en particulier les travaux de MATEU sur les Lebiini).

Enfin, dans certaines familles n'ont jamais été observées ni glande accessoire, ni glande annexe. C'est le cas des Rhysodidae (fig. 115), Cicindelidae (fig. 116, 120, 121), Carabidae (fig. 122 à 126), Nototylidae (fig. 127), Trachypachidae (fig. 165, 166), Migadopidae (fig. 192 à 197), Elaphridae (fig. 198 à 201), Loriceridae (fig. 202), Promecognathidae (fig. 208), Siagonidae (fig. 219, 220), Melaenidae (fig. 222, 223).

Chez les Trachypachidae cependant, existent des glandes tégumentaires diffuses sur le vagin et sur la spermathèque (fig. 165 et 166), tandis que chez certains Cicindelidae comme *Tricondyla* (fig. 119, 120) ont été observées des glandes « suppléantes » paires sur le vagin.

Cas particuliers

Deux cas particuliers remarquables peuvent être dégagés de la diversité morphologique des genitalia internes des Adephaga femelles.

Le premier concerne le dédoublement des structures vaginales, qui est bien connu chez les Hydradephaga (cf. BURMEISTER, 1976) et peut aboutir à la présence de deux orifices génitaux superposés. Cette spécialisation est visible dans le genre *Amphizoa* (fig. 58). On peut distinguer un orifice d'accouplement et un orifice de ponte, ce mode de fécondation étant alors lié à la vie aquatique.

Un dédoublement partiel du vagin s'observe d'une façon assez semblable chez les Nebriidae. Il aboutit à une structure des genitalia comparable (fig. 168, 173, 177, 181, 184, 187, 191). Cette remarque peut être associée au fait que ces familles, familles d'Hydradephaga et Nebriidae, mais aussi Trachypachidae et Omophronidae, sont les seules parmi les Adephaga à présenter sur la paroi du vagin un sclérite particulier, nommé *sclérite helminthoïde*, qui semble apotypique. Des affinités phylogénétiques sont probables entre ces lignées. Les Hydradephaga, dont l'apparition n'a pas été « spontanée », dérivent peut-être de Carabiques nébrioïdes (Trachypachidae, Omophronidae, Nebriidae, et sans doute des familles éteintes) spécialisés et adaptés à la vie aquatique.

Le deuxième cas particulier a trait aux Brachinidae. Cette famille, comme on le sait, est caractérisée par la présence de glandes défensives spécialisées, qui sont situées à l'extrémité abdominale et débouchent sur l'urite IX en positions paramédianes. La projection de substances toxiques à haute température (parfois plus de 100°C) a sans doute entraîné secondairement le déplacement vers l'avant de l'orifice génital femelle. Le gonopore est en effet situé chez certaines espèces en arrière du ventrite VII, sur toute la longueur du champ segmentaire VIII (condition orthotopique). A ce mouvement morphogénétique peut être corrélée la présence d'une *peribursa*.

Il s'agit d'un repli de l'enveloppe tégumentaire, qui entoure le gonopore puis entraîne l'invagination de celui-ci. La formation d'une peribursa est visible sur la figure 157 où l'emplacement du véritable gonopore est représenté « par transparence » en tirets. De même, chez *Styphlomerus quadrimaculatus* (fig. 149, 153), plusieurs replis concentriques emboîtés du tégument peuvent être observés autour de la base du vagin. Cette formation qui n'existe chez aucune autre famille d'Adephaga est générale chez les Brachinidae (fig. 146, 151, 152, 154, 156, 158, 160, 161, 163). Lorsqu'elle n'est pas apparente (fig. 77, 155, 162), on peut supposer que la base du vagin fonctionnel est d'origine péribursale, après déplacement des formations euvaginales et effacement de la plicature tégumentaire.

Ces deux cas particuliers, chez les Hydradephaga-Nebrioidea et chez les Brachinidae, laissent entrevoir que la diversité morphologique des genitalia femelles, par delà son intérêt en anatomie comparée et dans le domaine des aspects fonctionnels, peut être utilisée dans le cadre des recherches

Source : MNHN, Paris

phylogénétiques. La richesse en caractères inédits et leur variabilité sont telles, que cet organe apporte une source d'informations importante en systématique, tant au niveau des espèces et des genres (cf. travaux de HOLDHAUS, MATEU, FREITAG) que des taxa supérieurs du groupe-famille.

LE POSTABDOMEN DES MÂLES

Les résultats obtenus concernant l'interprétation des sclérites de l'abdomen des femelles de Coléoptères, qui ont été développés dans les pages précédentes, apportent des informations nouvelles sur la morphogenèse de l'abdomen du mâle. Une telle étude nécessiterait pour être complète des centaines de pages de descriptions et de discussions, et sort du cadre, mais aussi du sujet, de ce travail. Cependant, l'importance des problèmes soulevés est telle en morphologie de l'Insecte, qu'une recherche sur l'abdomen des femelles ne peut occulter une tentative de comparaison avec les caractéristiques de l'abdomen des mâles.

Si de nombreux auteurs s'accordent aujourd'hui pour rejeter toute homologie des genitalia mâles et femelles chez les Insectes Ptérygotes (ces structures n'ont pas la même appartenance segmentaire), en revanche certains sclérites du postabdomen, y compris ceux des « segments génitaux », sont similaires ou ont subi une différenciation comparable. Une compréhension des uns peut aider à une interprétation des autres. De plus, les considérations phylogénétiques associées aux recherches morphologiques ne peuvent éviter de prendre en compte la totalité de l'holomorphe de l'insecte. Cela est tout particulièrement vrai pour les genitalia mâles, qui sont très utilisés par les systématiciens dans leurs études.

Pour une revue détaillée de la morphologie du postabdomen et de l'édéage des Coléoptères, on se reportera à SHARP & MUIR (1912), JEANNEL & PAULIAN (1944), JEANNEL (1955). La musculature a été étudiée par HIEKE (1966), IUGA & ROSCA (1966).

La face dorsale

Chez les Coléoptères Adephaga, la face dorsale de l'extrémité abdominale du mâle présente, à quelques rares exceptions près, les types morphologiques définis dans les pages précédentes. On peut notamment observer, avec les mêmes limites systématiques, les types *nébridien* et *harpalidien*, qui divisent le sous-ordre en deux ensembles phylétiques principaux.

Toutefois, chez le mâle des Carabidae *s. str.*, le médiotergite IX n'est pas visible dorsalement mais est télescopé dans l'urite VIII. On ne peut donc y reconnaître le « type carabidien » décrit chez la femelle de cette même famille, et l'aspect morphologique de la face dorsale du postabdomen du mâle s'apparente plutôt au type nébridien.

Ce *dimorphisme sexuel* est en partie une conséquence de la spécialisation de l'abdomen de la femelle des Carabidae, qui forme un long tube de ponte télescopique. Mais ce n'est pas tout. Nombreux sont les auteurs qui considèrent comme un fait général l'absence du tergite X chez les Coléoptères, bien qu'il ait été signalé chez les mâles des Carabidae *s. str.* par VERHOEFF (1918 : 168). Chez la femelle, le tergite X individualisé n'a jamais été observé. Le sclérite dorsal des femelles de Coléoptères interprété par VERHOEFF (1918) comme le tergite X, ainsi que par TANNER (1927) pour ce qui concerne la famille des Cicindelidae, est le médiotergite IX, bien que BILS (1976) conteste cette dernière interprétation. Quelques auteurs font cas d'un hypothétique « syntergite IX-X » chez les femelles de Coléoptères d'après des arguments discutables tirés des caractéristiques de la musculature (BURMEISTER, 1976; BILS, 1976). Il ne s'agit pas dans ce cas d'un sclérite libre.

Chez le mâle des Coléoptères, le médiotergite X individualisé s'observe chez les Carabidae *s. str.* (VERHOEFF, 1918; DEUVE, 1988a), les Siagonidae (DEUVE, 1988a) et les Cicindelidae (DEUVE, 1988c). Ce caractère plésiomorphe, présent chez ces quelques familles primitives de Coléoptères,

Source : MNHN, Paris

n'existe pas chez la femelle des mêmes espèces et peut être lié, non pas à quelque spécialisation morpho-fonctionnelle particulière, mais plutôt aux genitalia mâles qui appartiendraient au X^{ème} segment abdominal et maintiendraient par leur présence le développement de cet urite. Chez les Siagonidae le médiotergite X est entraîné par la rotation de l'édéage.

La face ventrale

La face ventrale du postabdomen des mâles de Coléoptères est constituée du ventrite VIII, comparable à celui de la femelle, et du ventrite IX, très différent en l'absence d'un appareil ovipositeur. Contrairement au sexe femelle, le ventrite X n'a jamais été observé en tant que tel chez le mâle des Coléoptères. *N'est-il pas précisément représenté par l'édéage lui-même ?*

Les ventrites

Le ventrite VIII

Par delà une fréquente similarité morphologique, il est nécessaire de discuter l'homologie des ventrites VIII du mâle et de la femelle des Coléoptères.

Chez la femelle, le ventrite VIII est composé d'une juxtaposition secondaire des latérotergites, qui se rejoignent médianement et fusionnent pour former un arceau ventral, ou pseudosternite. Dans quelques rares cas persiste une plaque génitale (coxosternite de certains Eustrini troglobies) ou un septum médian (*Luperca goryi*), qui témoigne de l'origine morphogénétique du ventrite, mais rien de tel n'a été observé chez le mâle. En revanche, la conformation de ce sclérite, composé d'une ligne membraneuse médiane située entre deux plaques plus latérales, est souvent identique dans les deux sexes. Chez le Coléoptère *Ozaenaphaenops deharvengi* (Paussidae), la morphologie des deux petits sclérites latéraux qui composent l'arceau ventral VIII laisse soupçonner leur nature latérotergale. Les arguments déjà avancés dans le cas de la femelle, sur la présence théorique de latérotergites plus ventraux que les stigmates abdominaux, s'appliquent de la même façon au sexe mâle.

Le meilleur argument pour affirmer la nature latérotergale de l'arceau ventral VIII du mâle, consiste à comparer ce segment dans les deux sexes chez les Brachinidae des genres *Crepidogaster* et *Mastax*. Chez la femelle, les latérotergites VIII sont non pas jointifs mais entrecroisés d'une façon très caractéristique (cf. p. 65). Or la même conformation s'observe chez les mâles des mêmes espèces (fig. 77 et 78). Il est donc difficile de ne pas tenir pour homologues, dans les deux sexes, des structures si particulières qui sont identiques.

Dans d'autres cas, comme par exemple chez *Loricera* (Loriceridae), le ventrite VIII est formé de deux sclérites séparés, dont la morphologie est suffisamment explicite quant à leur nature latérotergale (fig. 84).

On peut affirmer que le ventrite VIII est composé des deux latérotergites VIII médianement fusionnés, dans les deux sexes et chez tous les Coléoptères. Ce caractère pourrait être généralisé aux Holométaboles dans leur ensemble. Il est significatif à cet égard, que chez les Lépidoptères Inférieurs, ce sont les mâles de *Micropterix* et d'*Heterobathmia*, qui ont montré la parité du ventrite VIII.

Toutefois, si l'homologie des ventrites VIII dans les deux sexes semble établie, leur similarité morphologique n'est pas totale. Souvent, le ventrite VIII du mâle subit une différenciation liée à la présence des genitalia et doit être considéré comme un véritable « segment génital ».

Chez les Adephaga, le renforcement et la spécialisation de l'appareil musculaire entraînent généralement une élongation de l'urite VIII et, en particulier, un étirement vers l'avant du ventrite. Par exemple chez *Loricera*, la région costale est étirée, formant un « anneau antérieur » sclérifié, support des muscles longitudinaux, et se retrouve séparée des sclérites postérieurs par une vaste zone membraneuse (fig. 84). Cette spécialisation du ventrite VIII s'observe plus ou moins accentuée dans de nombreuses familles d'Adephaga.

Source : MNHN, Paris

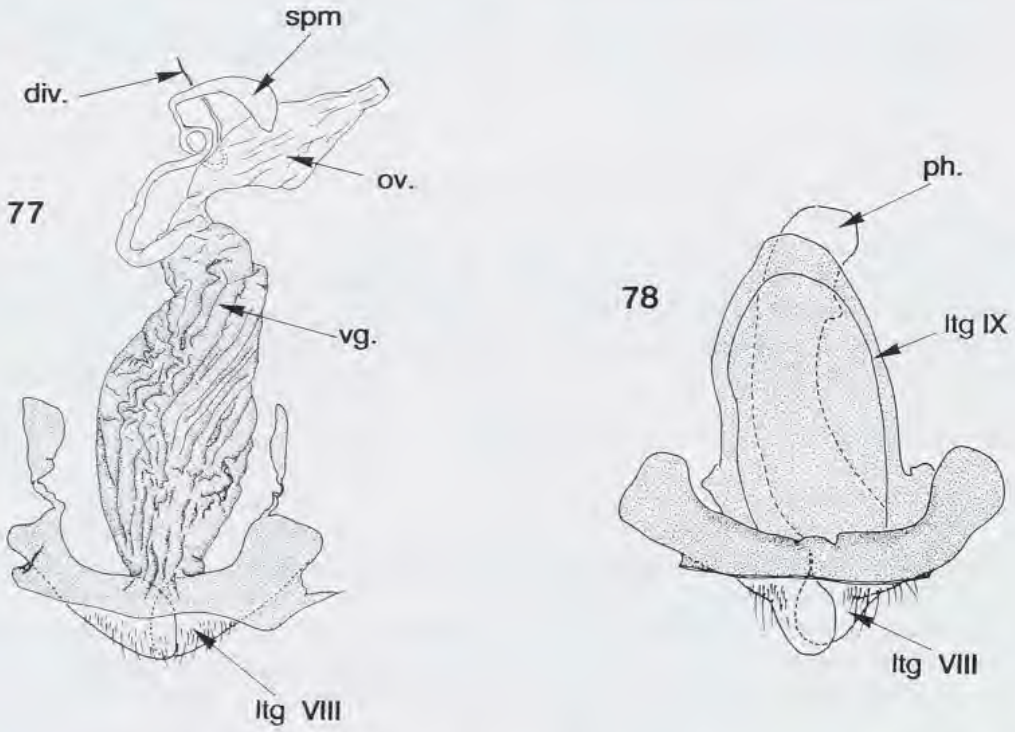


FIG. 77-78. — Genitalia dans le genre *Crepidogaster* (Brachinidae). — **77**, *C. protuberata* Basilewsky, femelle à genitalia sub-orthotopiques. Le gonopore secondaire débouche entre les latérotergites VIII qui sont entrecroisés d'une façon caractéristique. — **78**, *C. bimaculata* Boheman. Mâle avec les latérotergites VIII entrecroisés.

FIGS 77-78. — Genitalia in genus Crepidogaster *(Brachinidae).* — **77** : C. protuberata *Basilewsky, female with sub-orthotopic genitalia. Secondary gonopore located between the laterotergites VIII, which are characteristically crossed.* — **78** : C. bimaculata *Boheman. Male with crossed laterotergites VIII.*

De tels *anneaux génitaux* sont plus fréquents au niveau de l'urite IX alors qu'ils sont plus proches encore des genitalia dont ce sont les aspects fonctionnels qui entraînent cette différenciation. La question se pose ainsi d'une homologie sérielle entre le ventrite VIII, de nature latérotergale, et le ventrite IX.

Le ventrite IX

La similarité morphologique entre l'anneau génital VIII et l'anneau génital IX est remarquable chez *Carabus* (Carabidae), puisque ces deux structures sont alors superposées et asymétriques. Mais la similarité permet de suspecter l'homologie, non de l'établir. Il était nécessaire de retrouver trace des deux latérotergites constitutifs du ventrite IX des mâles de Coléoptères.

Au niveau du ventrite VIII, ces deux latérotergites, plus ventraux que les stigmates, sont bien visibles par exemple chez *Loricera* (fig. 84). Une telle disposition ne s'observe généralement pas sur le ventrite IX des mâles de Coléoptères où un sclérite ventral unique et impair (fig. 60, 61) est présent et a toujours été interprété par les morphologistes comme représentant le sternite IX (VERHOEFF, 1918, et *tous* les auteurs suivants). Chez *Carabus*, ce sclérite n'est pas médian mais asymétrique, et n'occupe à sa base qu'une moitié latérale du ventrite (fig. 85).

C'est seulement dans le genre *Cychrus* (Carabidae), que j'ai retrouvé la disposition primitive du ventrite IX avec les deux latérotergites distincts et séparés (fig. 89). En avant, les antecostae sont fusionnées et forment « l'anneau génital », séparé des deux pièces latérotergales par une zone

Source : MNHN, Paris

membraneuse. Cette structure n'est guère différente de celle du ventrite VIII de *Loricera* (comparer fig. 89 et 84).

Le latérotergite IX droit est plus développé que le gauche. Cette asymétrie est consécutive de la rotation de l'édéage. Chez *Carabus*, dont l'édéage est lui-même asymétrique, le latérotergite IX gauche n'est plus visible. Seul demeure le latérotergite droit, qui occupe seulement la moitié droite du ventrite.

Chez d'autres Coléoptères, le ventrite IX est représenté par un sclérite unique, impair et symétrique, qui correspondrait aux latérotergites IX fusionnés (fig. 60, 61).

L'étirement des antecostae latérotergales IX en un anneau génital, est général chez les Coléoptères Adephaga. Chez les Polyphaga, les antecostae s'étirent en une baguette sclérifiée et forment le *spiculum gastrale* des mâles.

Cette interprétation et l'hypothèse d'une homologie sérielle des ventrites VIII et IX mâles de Coléoptères, sont de plus attestées par l'étude de la musculature. En particulier, les travaux de HIEKE (1966) et IUGA & ROSCA (1966) montrent la présence des muscles longitudinaux qui relient entre elles les antecostae des latérotergites VIII et IX.

Les conséquences de cette interprétation nouvelle sont importantes pour la compréhension des genitalia mâles. Affirmer que les ventrites VIII et IX sont exclusivement de nature latérotergale, revient à souligner l'absence au niveau de ces arceaux ventraux des formations coxales et sternales correspondantes. Celles-ci sont donc « disponibles » pour participer à la formation des genitalia (externes ou internes).

Les auteurs modernes considèrent généralement que les genitalia mâles dérivent de structures ventrales du segment X (DUPUIS, 1950; SNODGRASS, 1957), avec participation d'éléments dits « pseudophalliques », issus du segment IX (voire, dans de rares cas, du segment VIII). Cette hypothèse, le plus souvent admise, est compatible avec la présente interprétation des ventrites VIII et IX des mâles de Coléoptères. En effet, la phallobase, ou pièce basale ventrale des genitalia mâles externes, est souvent interprétée comme dérivant du segment IX (voir infra). Le maintien du prétendu sternite IX au sein de l'arceau ventral IX des Coléoptères était incompatible avec la « migration » de la pièce basale dans le complexe phallique.

Les genitalia mâles externes

L'interprétation des genitalia mâles externes, ou « complexe phallique », ou édéage *sensu lato*, n'est pas résolue et a déjà fait l'objet de nombreux travaux et controverses. Toutefois est-il important de souligner que cet organe présente une structure simple, primitive, chez les Coléoptères Adephaga et que ce sous-ordre d'insectes est un matériel de choix, trop souvent négligé, pour l'étude morphologique des genitalia externes.

Une telle affirmation peut surprendre lorsqu'il s'agit d'insectes Holométaboles. Rappelons seulement que c'est chez des Adephaga que s'observent des phallobases paires, bilobées, de même que des phallus constitués de deux sclérites distincts (fig. 82), et que c'est dans ce sous-ordre qu'ont été décrits des genitalia femelles orthotopiques et « métamérisés ». D'ailleurs, morphologiquement proches des Coléoptères sont les Névroptéroïdes, dont MICHENER (1944) a remarqué que les genitalia mâles étaient souvent plus primitifs que ceux des Orthoptéroïdes. MATSUDA (1957) a également choisi chez les Névroptéroïdes des genitalia femelles susceptibles de présenter des homologies avec ceux des Thysanoures.

Malheureusement, les genitalia mâles des Ptérygotes restent encore incompris dans leurs homologies précises.

Généralités

Les genitalia externes des mâles d'Insectes Ptérygotes en général, des Coléoptères en particulier, sont situés dans le fond d'une « chambre génitale » membraneuse, ouverte en arrière de

Source : MNHN, Paris

l'arceau ventral IX, sans connection sclérifiée avec les segments du squelette abdominal. Le problème de l'appartenance segmentaire des différentes parties des genitalia se pose donc et prête à discussion.

Certains auteurs tels ZANDER (1903), mais surtout SHARP & MUIR (1912), MUIR (1915, 1918), BOULANGÉ (1924), SNODGRASS (1935), MATSUDA (1958) ont interprété les genitalia mâles comme une néoformation prenant naissance en arrière du segment IX. Ce point de vue contourne le problème des homologies mais ne le résout pas. Des appendices, ou du moins des aires sternales, pleurales, latérotergales, sont présents dans le plan de base de chaque segment abdominal et il est nécessaire de suivre ce qu'ils deviennent avant d'émettre l'hypothèse de néoformations, qui a pour première conséquence d'exempter les genitalia de toute tentative d'interprétation.

Cette théorie des genitalia néoformés a été abandonnée. Les auteurs s'accordent aujourd'hui pour reconnaître dans cet organe la spécialisation morpho-fonctionnelle de sclérites segmentaires initiaux. Certains cependant y voient un organe principalement dérivé du segment IX et de ses appendices, avec en conséquence la possibilité de rechercher des homologies avec les genitalia femelles; d'autres attribuent surtout à la différenciation d'ébauches du segment X le développement morphogénétique de l'organe copulateur. Très récemment, l'étude d'un gynandromorphe de Coléoptère a montré la coexistence des genitalia mâles et femelles sur le même individu, ce qui indique que ces organes ne sont pas homologues dans les deux sexes (DEUVE, 1992).

Notamment CRAMPTON (1920), KERSHAW & MUIR (1922), SINGH-PRUTHI (1924), SNODGRASS (1931), METCALFE (1932), MICHENER (1944), WOOD (1952), et plus récemment SMITH (1969), ont tenté d'établir des homologies entre les principaux sclérites des genitalia externes, et des formations appendiculaires du segment IX, avec parfois participation du segment VIII. Ces hypothèses interprétatives étaient en général fondées sur des observations attentives du développement postembryonnaire. Les ébauches ectodermiques primordiales des genitalia, parfois nommées « papilles génitales » (SINGH-PRUTHI, 1924), maintenant connues sous le nom de « lobes phalliques », ont été observées *en arrière* du segment IX, mais toujours à proximité de celui-ci. Cela ne permet pas de situer avec certitude leur appartenance segmentaire, d'autant plus que ces ébauches prennent souvent naissance à l'intérieur d'une poche génitale, future « chambre génitale » de l'imago.

ELSE en 1934, dans un travail remarquable, a observé sur l'embryon de *Melanoplus* (Orthoptère Acridien) les lobes ectodermiques correspondant aux onze paires d'uropodes de l'abdomen. Chez la femelle, les uropodes X régressent. Chez le mâle, les uropodes X persistent et sont connectés avec les ébauches mésodermiques des futurs conduits génitaux internes. Puis, au cours du développement embryonnaire, ces uropodes X « migrent » vers le plan sagittal et vers l'avant, se rapprochant alors du segment IX et en particulier des uropodes IX, entraînant dans leur déplacement les futurs conduits éjaculateurs. Finalement, les uropodes X s'enfoncent derrière la plaque sous-génitale qui s'est développée. L'ébauche du futur canal éjaculateur ectodermique se forme alors entre les uropodes X.

Les observations décisives d'ELSE attribuent clairement aux appendices du segment X la formation de la plus grande partie des genitalia externes, et au segment IX la plaque sous-génitale.

Les deux années suivantes, SNODGRASS (1935, 1936) rédige un article synthétique sur les genitalia mâles des Arthropodes, sans citer les travaux d'ELSE, dont il n'aurait pas encore pris connaissance (il les citera en revanche dans son travail de 1957, après que DUPUIS, 1950, en eut souligné l'importance). Faisant référence aux données embryologiques de HEYMONS (1895, 1897) et de WHEELER (1893), ainsi qu'à ses propres observations sur la position des canaux éjaculateurs des Orthoptères, SNODGRASS conclut à l'appartenance du gonopore primaire au $X^{ème}$ segment abdominal, et à sa migration vers l'avant, à proximité des formations de l'urite IX. Il se refuse cependant à homologuer les genitalia externes aux appendices X — ni même aux appendices IX comme il l'avait fait dans des travaux antérieurs (SNODGRASS, 1931) — et ne statue pas sur leur origine segmentaire, écrivant même que les genitalia, si variables, ne sont pas homologues dans tous les ordres d'insectes.

DUPUIS en 1950, reprenant les résultats d'ELSE dont il résume le travail, propose une interprétation générale des genitalia mâles des insectes : ce sont des formations *appendiculaires* dérivées pour la majeure partie du segment X (« organes euphalliques »), et pour une partie moindre, ventrale, du segment IX, voire VIII (« organes pseudophalliques »).

Source : MNHN, Paris

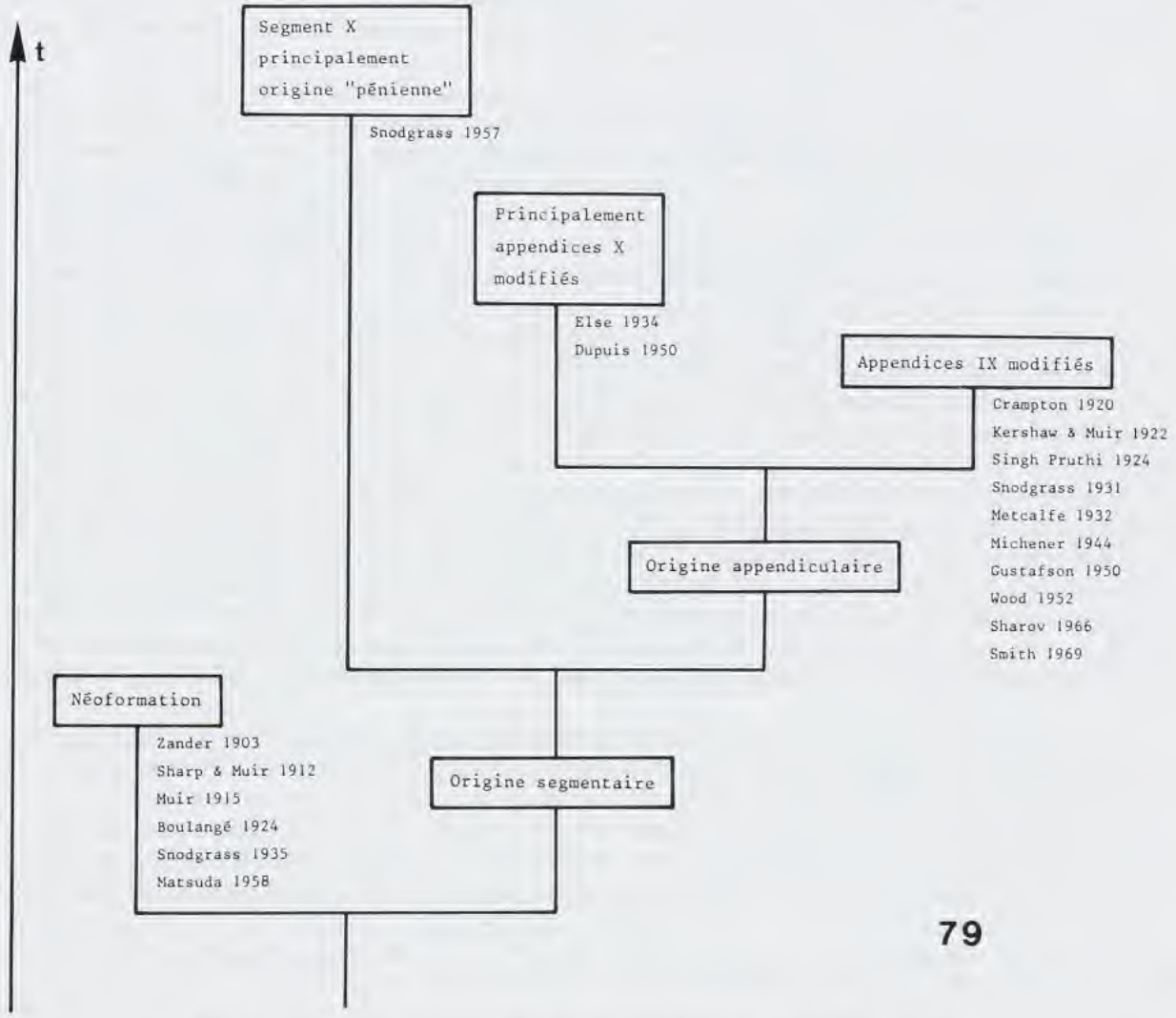


FIG. 79. — L'évolution des conceptions sur la nature de l'édéage des Insectes.

FIG. 79. — The evolutionary concepts of the nature of the aedeagus in insects.

Quelques années plus tard, SNODGRASS (1957) rédige un long article de synthèse sur la question, qui donne l'apparence d'ignorer la publication précédente de DUPUIS, en proposant une terminologie didactique en partie nouvelle, et en attribuant la plus grande partie des genitalia certes à l'urite X, mais à des formations particulières, « péniennes » dès l'origine, *non appendiculaires*. Ce travail fait généralement autorité, bien que la question de l'identité, appendiculaire ou non, des organes euphalliques, soit depuis cette date restée en suspens.

SNODGRASS, cependant, est capable de nuancer son interprétation. Ainsi écrit-il (1957 : 54) : « *The commonly held idea that phallic lobes represent a pair of the ninth or tenth abdominal segment must assume that the male genital organs were once a pair of legs. It is not explained, however, in what manner these legs became modified into an intromittent organ containing the genital outlet and into a pair of lateral claspers. If the phallic lobes of modern insects ever had any relation to appendages, it seems more probable, by comparison with other arthropods, that they were originally penes* on the coxae

Source : MNHN, Paris

of a pair of legs [souligné par le présent auteur]. *If so, the supposed appendages themselves have been suppressed, and the isolated penes then developped into the aedeagus and parameres of modern insects.* » Dans cette hypothétique interprétation, les pénis initiaux sont des endites coxaux et donc des formations somme toute appendiculaires.

D'après SNODGRASS (1957), la morphogenèse et la morphologie des genitalia mâles externes peuvent être résumées de la façon suivante. Chez les Insectes Ptérygotes se forme juste en arrière du « sternite IX » une *poche génitale* au fond de laquelle se développent des ébauches morphogénétiques des genitalia (« papilles génitales » de SINGH-PRUTHI, 1924), nommées *lobes phalliques primaires*. Ces saillies ectodermiques, d'abord au nombre de deux, se divisent ensuite longitudinalement pour donner naissance à quatre lobes phalliques secondaires, ou *phallomères*. Les deux plus internes correspondent aux *mésomères* ; les deux plus externes, latéraux, sont les *paramères*. Ce schéma vaut en principe pour tous les ordres. Au cours du développement préimaginal, les deux mésomères médiaux fusionnent et sont à l'origine du *phallus*, ou pénis, tandis que les paramères latéraux conservent leur position initiale (chez les Ephéméroptères, le phallus demeure pair).

A ces structures euphalliques (au sens de DUPUIS), dérivées de formations du X^{ème} segment abdominal, s'adjoint ventralement la pièce basale, ou *phallobase*, qui est une structure pseudophallique, dérivée du IX^{ème} segment abdominal. Généralement, et cela est tout particulièrement apparent chez les Coléoptères, la phallobase s'associe aux extrémités basales des paramères pour former un manchon qui entoure la base du phallus. Ce manchon, que les coléoptéristes nomment tegmen à la suite des travaux descriptifs de SHARP & MUIR (1912), peut se sclérifier totalement pour former une *phallothèque*. Le « boîtier » basal ainsi formé correspond à un repli ectodermique circulaire et présente donc deux feuillets. le feuillet externe est la phallothèque proprement dite, composée de la phallobase ventrale et de la base des paramères. Le feuillet interne, ou *endothèque*, membraneux et réfléchi, rejoint la base du phallus. Il correspond à peu près à la « première membrane connective » décrite par SHARP & MUIR (1912).

L'ensemble des genitalia externes a été nommé « complexe phallique » par BITSCH (1979), ou plus simplement « édéage », quoique l'acception de ce dernier terme soit parfois restreinte au seul phallus (SNODGRASS, 1957; BITSCH, 1979).

Le pénis, formé de la fusion des deux mésomères initiaux, forme un tube sclérifié dont l'orifice apical (*ostium*, ou phallotrème) conduit à un « sac interne » ou *endophallus*, généralement éversible, qui prolonge le canal éjaculateur et le canal séminal ectodermiques. Le gonopore fonctionnel, interne, est situé à la limite du canal et de l'endophallus.

Topographiquement, le gonopore se situe en arrière des structures pseudophalliques, en avant des structures euphalliques, soit entre les urites IX et X.

Les genitalia mâles des Coléoptères

Les genitalia externes des mâles de Coléoptères sont extrêmement variables dans leurs aspects morphologiques et ont pour cette raison été très étudiés des systématiciens qui ont utilisé cette plasticité pour asseoir leurs classifications. Plusieurs grands travaux descriptifs ont été consacrés à ce sujet, notamment SHARP & MUIR (1912), JEANNEL & PAULIAN (1944), JEANNEL (1955), IABLOKOFF (1974). A cette liste, il faut ajouter les publications de pure systématique, trop nombreuses pour être citées, qui utilisent et donnent des représentations de la variabilité de l'édéage des Coléoptères. Toutes ces études cependant, si nombreuses soient-elles, n'épousent pas la problématique du morphologiste, qui cherche à comprendre les genitalia en termes d'homologies.

Pour un historique sur ces questions, on peut se reporter à MATSUDA (1976) et BITSCH (1979).

Observations du développement préimaginal

Parmi les précurseurs, quelques auteurs ont travaillé sur le développement préimaginal des genitalia mâles des Coléoptères, en particulier KERSCHNER (1913) et SINGH-PRUTHI (1924) sur *Tenebrio molitor*, et METCALFE (1932) sur *Sitodrepa panicea*, *Gastroidea polygoni*, *Anthonomus*

Source : MNHN, Paris

pomorum, et *Rhagium bifasciatum*. Ils ont observé, comme dans d'autres ordres, le développement des lobes phalliques primaires en arrière du « sternite IX ». Ces résultats ont été pris en compte quelques années plus tard dans l'élaboration d'une théorie générale de la morphogenèse des genitalia mâles des insectes. Cependant, ces auteurs avaient tous, en leur temps, attribué au segment IX les structures phalliques observées, et cette interprétation a été reprise par quelques auteurs plus modernes (MICHENER, 1944; WOOD, 1952; SMITH, 1969). MATSUDA (1976) cependant, précise que dans le cadre de l'hypothèse d'une origine segmentaire, les genitalia mâles des Coléoptères, comme ceux des autres ordres, appartiennent au champ segmentaire X, avec la possibilité d'une participation d'éléments appendiculaires du segment IX.

La mésinterprétation des auteurs qui ont observé le développement morphogénétique des genitalia mâles chez les Coléoptères, appelle quelques remarques sur le choix du matériel étudié. La polarité de l'évolution de l'abdomen des Coléoptères va dans le sens d'un raccourcissement de ce tagme par intégration des premiers ventrites dans les cavités métacoxales et par régression et invagination des urites postgénitaux et même génitaux (JEANNEL & PAULIAN, 1944). A cet égard, l'extrémité abdominale des mâles de Coléoptères Polyphaga est plus évoluée qu'elle ne l'est dans le plan de base des Adephaga. En particulier, le tergite X n'est jamais présent chez les Polyphaga. On peut pour cette raison regretter que le développement morphogénétique des genitalia de Coléoptères ait été étudié dans un sous-ordre dont les structures imaginales sont déjà trop différenciées. Chez des espèces comme *Tenebrio molitor*, l'édéage est situé dans une chambre génitale très profonde, le segment IX est lui-même en grande partie membraneux, et l'urite X est absent. Dans ces conditions, la recherche de l'appartenance segmentaire des territoires observés est difficile et, pour tout dire, quasi impossible. Car cette différenciation de l'extrémité abdominale, apparente chez l'imago, commence dès les premiers stades du développement. Il ne faut pas perdre de vue dans le choix d'un matériel d'étude, que les premières ébauches observées sont toujours tributaires, au moins partiellement, de leur devenir morphogénétique.

Le meilleur exemple chez les Coléoptères, en est certainement le cas de *Gastroidea polygoni* et *Anthonomus pomorum*, dont le développement des genitalia a été suivi par METCALFE (1932). Chez ces espèces, les paramères ne sont pas visibles chez l'imago. Corrélativement, les lobes phalliques primaires ne se divisent pas en phallomères, mais fusionnent directement pour former le tube pénien. De la même façon, les trois modes de développement du complexe phallique des Coléoptères, définis par MATSUDA (1976 : 238) comme variations autour du schéma de SNODGRASS, pourront être liés à la structure définitive de cet organe chez l'imago.

Chez les Adephaga des familles Carabidae, Cicindelidae et Siagonidae, le médiotergite X persiste chez le mâle. Chez les deux premières familles citées, la phallobase est présente sous la forme d'une pièce ventrale sclérifiée, paire dans le cas des Carabidae *s. str.* Enfin, chez certains Dytiscidae, le pénis lui-même est pair, deux sclérites sont distincts sur l'imago ; les deux mésomères initiaux n'auraient pas fusionné (fig. 82). Des membres de ces familles de Coléoptères Adephaga constitueraient un matériel privilégié pour conduire des observations détaillées sur le développement des genitalia mâles.

En règle générale cependant, médiotergite X et phallobase sont absents chez les mâles de Coléoptères Adephaga.

La rotation de l'édéage

La rotation de l'édéage est générale chez les Coléoptères. Elle a été observée au cours du développement chez *Hydroporus* (HEBERDEY, 1928), *Galerucella* (VERMA, 1969), et chez plusieurs Chrysomelidae (VERMA & KUMAR, 1972), mais est bien connue pour l'ensemble de l'ordre d'après des caractéristiques de la morphologie imaginale. Les études sur la musculature (HIEKE, 1966; IUGA & ROSCA, 1966) et l'observation d'un chiasma des deux principales trachées intrapéniennes (fig. 87), rendent indiscutable la réalité de cette rotation.

Chez les Adephaga, la rotation de l'édéage en position de repos est généralement incomplète. Souvent, la rotation est de 90°, l'édéage est alors couché sur son flanc droit ou gauche. Il complète

Source : MNHN, Paris

ensuite ce déplacement de 90° supplémentaires lorsqu'il est en position d'activité génitale. Dans certaines familles de Coléoptères Adephaga, ou dans certains genres tel *Carabus*, le rotation de l'édéage en position de repos est inférieure à 90° (fig. 86), mais est compensée par une torsion intrinsèque du tube pénien.

Cette rotation des genitalia mâles des Adephaga, toujours effective, mais partielle (moins de 180°) ou complète (180°), est à l'origine de confusions dans l'orientation de ces organes. Les systématiciens prennent pour référence l'édéage en situation d'activité, donc après rotation de 180°. La face dorsale est devenue ventrale, et inversement. Droite et gauche sont aussi inversées.

Seul HIEKE (1966), à la suite de ses travaux de morphologie, a rectifié la nomenclature et prend pour référence, comme il se doit, la position initiale des genitalia. Dans ce cadre seulement, la phallobase est ventrale et les structures euphalliques peuvent être interprétées en termes d'homologies.

Recherche des homologies

Les genitalia externes des mâles de Coléoptères Adephaga sont remarquables par leur unité de structure et leur relative simplicité. L'édéage étant correctement orienté, on observe dans la chambre génitale membraneuse :

En situation ventrale par rapport au gonopore :

— une plaque basale sclérifiée (Carabidae, Cicindelidae) le plus souvent absente. Chez les Carabidae, la parité de ce sclérite est apparente.

En situation dorsale par rapport au gonopore, une double paire de sclérites :

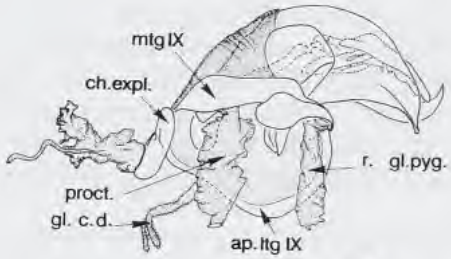
— deux sclérites médians souvent mais non toujours fusionnés, qui forment l'organe d'intromission ou pénis, prolongés par l'endophallus éversible à l'extrémité duquel s'ouvre le gonopore ;

— deux sclérites latéraux ou paramères, souvent porteurs à leurs extrémités apicales de récepteurs sensoriels.

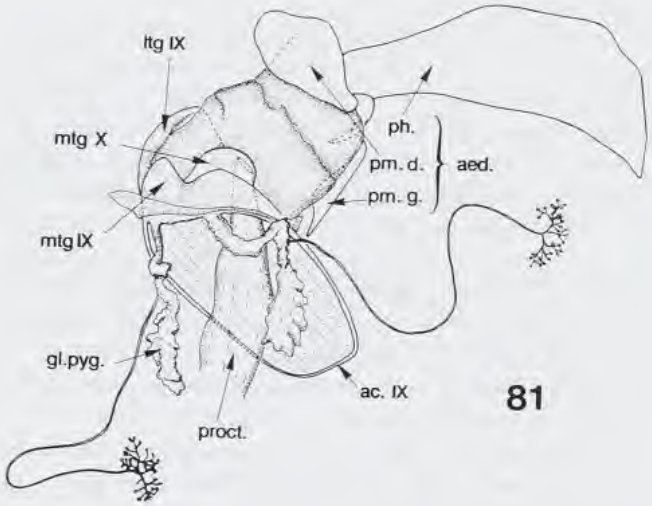
FIG. 80-89. — Postabdomen et genitalia des mâles de Coléoptères Adephaga. — **80**, *Ozaenaphaenops leclerci* Deuve (Paussidae), urite IX et genitalia ectodermiques en extension. On peut noter l'absence du médiotergite X, mais le médiotergite IX est au contraire bien développé. — **81** : *Luperca goryi* (Guérin) (Siagonidae), *idem*. Le médiotergite X est présent et a subi une légère rotation, en rapport avec la rotation de l'édéage. — **82** : *Hyphydrus major* Sharp (Dytiscidae), édéage et antecosta des latérotergites IX, face ventrale. Noter la symétrie bilatérale de l'ensemble, ces genitalia n'ayant subi aucun mouvement de rotation (caractère primitif). Le phallus laisse apparaître sa structure paire (caractère primitif). — **83** : *Idem*, face latérale droite. — **84** : *Loricera pilicornis* (F.) (Loriceridae), face ventrale du ventrite VIII. Il s'agit d'un synsclérite latérotergal. Les antecostae fusionnées forment l'anneau antérieur, les deux latérotergites constitutifs sont distincts. — **85** : *Carabus auronitens* F. (Carabidae), face ventrale de l'urite IX. Seul le latérotergite droit est visible. — **86** : *Idem*, vue dorsale du postabdomen. On note la conformation identique, « en anneau », des antecostae des ventrites VIII et IX ; ainsi que la torsion de l'édéage. L'ensemble n'est plus symétrique. — **87** : *Idem*, face dorsale du phallus après traitement à la potasse, montrant l'entrecroisement des deux trachées lorque l'édéage est en situation d'activité (rotation de 180°). — **88**, *Cychrus minshanicola* Deuve (Carabidae), face ventrale du postabdomen. Les latérotergites des segments VIII et IX sont visibles. — **89**, *Idem*, urite IX et édéage, face ventrale. Le latérotergite IX gauche est réduit mais distinct.

FIGS 80-89. — Male postabdomen and genitalia in the Adephaga. — **80** : Ozaenaphaenops leclerci *Deuve (Paussidae), urite IX and ectodermic genitalia in extension. Note the absence of the mediotergite X, but the mediotergite IX is well-developed.* — **81** : Luperca goryi *(Guérin) (Siagonidae)*, idem. *Mediotergite X is present and follows the rotation of the aedeagus.* — **82** : Hyphydrus major *Sharp (Dytiscidae), aedeagus and antecosta of laterotergites IX, ventral faces. Note the bilateral symmetry of these organs as a whole : there is no rotation of the genitalia (primitive character state). The phallus shows its paired two-parts structure (primitive character state).* — **83** : idem, *right side.* — **84** : Loricera pilicornis *(F.) (Loriceridae), ventral face of ventrite VIII which is a laterotergal synsclerite ; The fused antecostae form the anterior ring ; the two laterotergites are distinct.* **85** : Carabus auronitens *F. (Carabidae), ventral face of urite IX. Only the right laterotergite is visible.* — **86** : Idem, *dorsal view of the postabdomen. Note the similar, ring-like, form of the antecostae of the ventrites VIII and IX, and also the twisting of the aedeagus. These genitalia are no longer symmetrical.* — **87** : Idem, *dorsal face of the phallus after treatment with potash, showing the crossing of the two tracheae when the aedeagus is in position of activity (180° rotation).* — **88** : Cychrus minshanicola *Deuve (Carabidae), ventral face of the postabdomen. Laterotergites of segments VIII and IX visible.* — **89** : Idem, *urite IX and aedeagus, ventral face. Left laterotergite IX reduced, but distinct.*

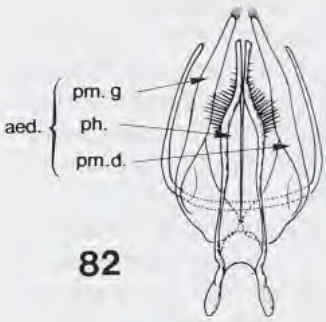
Source : MNHN, Paris



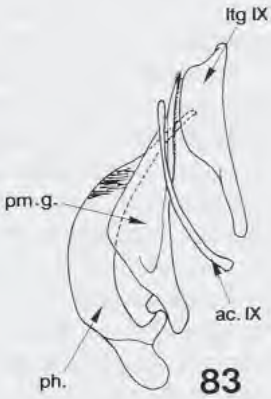
80



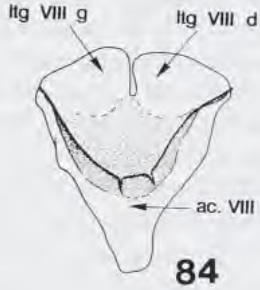
81



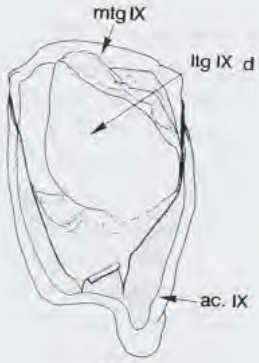
82



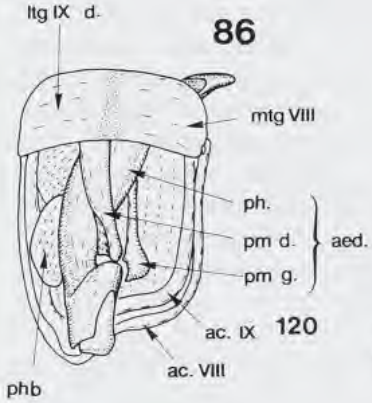
83



84



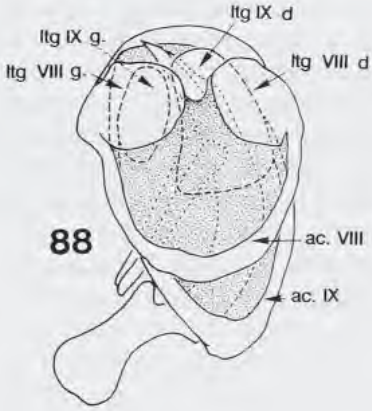
85



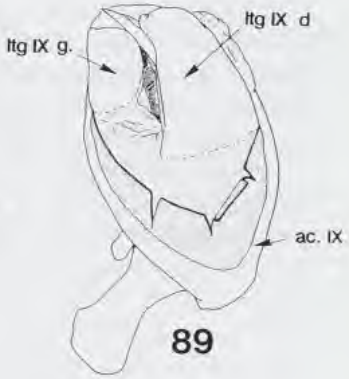
86

120

87



88



89

Source : MNHN, Paris

La plaque basale sclérifiée, qui représente la phallobase, correspond par sa position à une *plaque sous-génitale*.

Dans l'hypothèse d'une nature latérotergale des ventrites abdominaux VIII et IX chez le mâle (cf. supra), il est clair que les aires coxosternales correspondantes ont participé à la formation des conduits reproducteurs ectodermiques ou des genitalia externes. Dans ces conditions, la pièce basale (phallobase), qui est une structure paire, représente selon toute probabilité les gonocoxites VIII ou IX secondairement fusionnés (ou les « gonosubcoxites »). D'après les études de IUGA & ROSCA (1966) sur *Carabus*, cette plaque sous-génitale est reliée par des muscles aux latérotergites IX, mais nullement aux structures du VIII^{ème} urite. Il s'agit donc sans doute des gonocoxites (ou gonosubcoxites) IX.

Ainsi, la phallobase de l'édéage des Coléoptères Adephaga serait formée par des structures appendiculaires du segment IX de l'abdomen. Cette conclusion s'accorde avec ce que l'on sait de la morphogenèse des genitalia mâles des insectes en général.

L'interprétation des paramères et du pénis est plus délicate et les homologies ne peuvent être élucidées par le seul examen de la morphologie. Les données de la musculature entraînent des remarques contradictoires.

Chez *Carabus*, les paramères sont reliés par des muscles aux latérotergites IX. On pourrait donc penser qu'il s'agit d'appendices du segment IX, ou de latérotergites X reliés à leurs homologues du segment précédent par des muscles longitudinaux. La deuxième hypothèse semble plus vraisemblable puisque les gonocoxites IX ont déjà été identifiés comme correspondant à la phallobase. Elle présente aussi l'avantage de s'intégrer dans la théorie générale des homologies des genitalia mâles : les sclérites dorsaux (c'est-à-dire postérieurs) par rapport au gonopore seraient des structures euphalliques appartenant au segment X de l'abdomen. Les paramères représenteraient les latérotergites X, tandis que les deux sclérites médians, souvent fusionnés, seraient des formations appendiculaires du segment X (ou « péniennes » au sens de SNODGRASS, 1957) comme semble l'indiquer le fait que des muscles les relient seulement aux paramères, à l'exclusion de tout muscle « intersegmentaire ».

Quelques faits s'accordent mal cependant avec cette hypothèse trop simple et séduisante, à commencer par les observations embryologiques selon lesquelles les paramères dérivent des ébauches des uropodes. De plus, la présence de muscles reliant la pièce basale (gonocoxites IX) aux paramères (latérotergites X ? gonocoxites X ?) est difficilement explicable sinon par une néoformation liée aux impératifs fonctionnels de l'organe dans son ensemble. De tels muscles néoformés ne sont pas invraisemblables dans des organes spécialisés. Les travaux de BILS (1976) et de BURMEISTER (1976) sur la musculature du postabdomen des femelles de Coléoptères Adephaga, montrent par exemple l'existence de muscles reliant directement les gonopodes VIII aux gonopodes IX (« muscles n° 36, 38, 39 », BURMEISTER, 1976), et mêmes les latérotergites VIII aux gonopodes IX (« muscles n° 27 et 31 », BURMEISTER, 1976). Enfin, chez de nombreux Gyrinidae comme *Dineutus*, les paramères des mâles sont morphologiquement semblables aux gonopodes IX des femelles. Cette similarité ne prouve rien, mais laisse suspecter une nature appendiculaire, plutôt que latérotergale, des paramères.

En conclusion, il n'est pas encore possible de proposer des homologies pour les paramères et le pénis. De bons arguments indiquent cependant que ces structures appartiennent à l'urite X. Soulignons en particulier un fait important qui n'a jamais été signalé dans la littérature : chez les Siagonidae des genres *Luperca* et *Siagona*, le médiotergite X, présent seulement chez le mâle, a subi une rotation à peu près égale à celle de l'édéage

Source : MNHN, Paris

DIVERSITÉ MORPHOLOGIQUE DE L'ABDOMEN ET ESQUISSE PHYLOGÉNÉTIQUE

MÉTHODOLOGIE ET PRÉMISSES PHYLOGÉNÉTIQUES

L'étude morphologique de l'abdomen des Adephaga a permis de reconstituer un schéma de base qui explique en partie l'architecture de ce tagme et la morphogenèse des genitalia femelles. Elle a conduit aussi à mettre en évidence une variabilité morphologique en rapport avec l'évolution de ce groupe zoologique et sa diversification. L'existence de plusieurs type abdominaux pour ce qui concerne la face dorsale du postabdomen et de caractéristiques particulières des voies génitales internes, ont montré que cette partie du corps de l'Insecte était susceptible d'apporter des élément nouveaux pour les recherches phylogénétiques.

En effet, le sous-ordre des Adephaga figure parmi les insectes qui ont été le plus intensivement étudiés par les systématiciens. Cet état de fait est un atout considérable pour une spécialité, puisqu'il oblige à pousser plus loin le niveau d'investigation et à affiner les méthodes d'analyses. Si le XIX^{e} siècle a vu l'élaboration des premières classifications générales des Adephaga, avec en particulier les travaux de LATREILLE (1802, 1806), BONELLI (1810), DEJEAN (1825-1831), ERICHSON (1837), LECONTE (1853), LACORDAIRE (1854), HORN (1881) et bien entendu CHAUDOIR dans des monographies trop nombreuses pour être citées, le XX^{e} siècle a été marqué profondément, après la publication importante de SLOANE (1923), par l'impact des travaux de VAN EMDEN (1936) et de JEANNEL (1941, 1942) qui ont exploité les caractères des genitalia mâles pour améliorer nos connaissances sur la phylogénie des principales lignées. Le dernier auteur cité, wegenérien de la première heure, fut également le premier à intégrer la notion de mobilité des masses continentales dans une conception dynamique de l'évolution du sous-ordre. Dans ce domaine comme dans tant d'autres, il fut un précurseur.

Plus récemment, l'activité de nombreux auteurs contemporains a entraîné un nouvel essor des recherches sur la phylogénie des Coléoptères Adephaga, caractérisé par une plus grande rigueur méthodologique et par l'utilisation de caractères nouveaux, nécessitant parfois de faire appel à des techniques modernes. Ainsi, la morphologie des phanères adhésifs des tarses, les caryotypes, la structure histologique des glandes pygidiales et la nature biochimique de leurs sécrétions, ont fait l'objet de travaux riches en informations importantes. On peut penser que dans un avenir peu éloigné, des techniques plus lourdes encore comme le séquençage des acides nucléiques apporteront des arguments décisifs quant aux problèmes litigieux qui ont trait aux relation phylogénétiques des principales lignées de Coléoptères.

Pourtant riche en informations, la variabilité de l'abdomen et des genitalia ectodermiques femelles n'a pas été exploitée par les systématiciens, à l'exception de la tentative de SCHULER (1960 à 1974). Face à ce vaste champ d'étude, qui doit au préalable être défriché, se pose le problème de la méthode. Si l'on se réfère au recensement de KRYJANOVSKI (1976), le nombre des seules espèces terrestres d'Adephaga s'élève à plus de 20 000. Plus du double restent à découvrir et la richesse jusqu'alors insoupçonnée de la faune de la canopée intertropicale laisse supposer par extrapolation que ce nombre est fortement sous-évalué (voir notamment ERWIN, 1982; STORK, 1988).

Dans ces conditions, il n'est pas envisageable d'étudier individuellement chaque taxon ou chaque espèce dans le détail pour ensuite le situer dans un échafaudage phylogénétique qui se construirait au fur et à mesure des recherches. Il est nécessaire de procéder avec méthode et certains concepts des techniques cladistiques peuvent être utilisés avec profit, sans pour autant que l'on se laisse emprisonner dans une dialectique, ni désincarner sa pensée dans un esprit de système.

Source : MNHN, Paris

La méthode cladistique

Systématisée par Hennig (1950), la méthode cladistique est avant tout une démarche de clarification en vue de *reconstituer la réalité de la phylogenèse* des groupes zoologiques et botaniques. Un second aspect, qui a trait aux répercussions de la méthode sur le mode de classification, est davantage polémique, mais ne peut néanmoins être ignoré. Pour un exposé détaillé des principes de base, on peut se reporter aux publications fondamentales de Hennig (1950, 1966) et de Brundin (1966), dont une traduction française des principaux extraits est disponible (Goujet *et al.*, 1988). Un historique critique et un choix de références ont été donnés par Dupuis (1978). Matile *et al.* (1987) ont publié une présentation claire des problèmes liés à la systématique zoologique, tandis que Mayr (1974, 1983) a insisté à plusieurs reprises sur quelques désavantages ou dangers réducteurs de la méthode lorsqu'elle est directement utilisée à des fins de classification.

Le postulat de base de la méthode admet que la spéciation s'effectue par dichotomie : une espèce-mère se transforme par cladogenèse en deux espèces-filles. Les théories cladistiques ne portent pas sur les mécanismes de cette spéciation, qui sont du domaine de la génétique des populations et de la « systématique évolutive », mais sur ses résultats et ses implications. Plus exactement, la méthode utilise les conséquences de ces cladogenèses successives sur la distribution des caractères, telles qu'un raisonnement logique permet de les prévoir, pour, à partir de celles-ci, démêler l'écheveau des phylogénies. C'est, à proprement parler, un travail de généalogiste. La réalité d'un groupe zoologique est à cette occasion *réduite aux seules relations phylogénétiques* qui existent entre ses composants, dont l'unité est pourtant l'espèce du biologiste.

On définit généralement un *groupe monophylétique* comme un ensemble qui comprend « une espèce ancestrale et tous ses descendants ». Pour des raisons qui ont trait à la nature même de la méthode cladistique, dont l'objet est non pas une réalité existante, mais une étude de *relations*, j'utilise la définition suivante, plus conforme à la théorie des ensembles et à l'esprit des textes fondateurs de Hennig :

Groupe monophylétique : Ensemble d'espèces tel qu'il existe une espèce ancestrale commune qui en soit l'ancêtre exclusif.

Les définitions respectives des groupes paraphylétiques et polyphylétiques sont plus délicates car elles entraînent inévitablement des éléments subjectifs d'appréciation.

Dans le contexte d'une analyse cladistique, cette définition stricte de la monophylie présente l'avantage suivant : chaque groupe monophylétique est un ensemble autonome d'espèces qui, dans le cadre restreint des études phylogénétiques, peut être *représenté* par son seul plan de base. Ce dernier étant connu, il n'est plus nécessaire d'entrer dans le détail de la phylogénie intrinsèque du groupe. En termes plus imagés, un groupe monophylétique est une « boîte noire » caractérisée par son plan de base. On comprend aussitôt l'intérêt de la méthode dans l'étude des groupes zoologiques constitués d'un nombre important d'espèces, comme c'est le cas des Adephaga, puisque définir préalablement de grands groupes monophylétiques revient à faire l'économie de l'analyse complémentaire des espèces qui le constituent. En ce sens, et en prenant garde de ne pas réduire sa connaissance du sujet à ce seul aspect, la méthode cladistique peut être utilisée avec profit.

Application à la recherche des principaux groupes monophylétiques

Des méthodes d'analyse cladistique ont déjà été utilisées par quelques auteurs pour tenter de reconstituer la phylogénie des Adephaga. Par exemple, Bils (1976) et Burmeister (1976) dans l'étude de la musculature du postabdomen des femelles et Baehr (1979) dans l'étude de celle du prothorax, ont choisi plus ou moins arbitrairement des représentants dans chaque famille, ou dans chaque taxon principal, puis ont analysé leurs caractères pour ensuite établir par déduction leurs relations phylogénétiques.

Une autre méthode (Deuve, 1988a), qui peut utiliser les résultats de la précédente, consiste non pas à vouloir de prime abord établir un cladogramme, sinon définitif du moins général, mais à

Source : MNHN, Paris

restreindre le premier objectif à la définition de groupements de taxa dont on a la quasi-certitude qu'ils sont monophylétiques. Ce seront autant de « boîtes noires » dont toute l'information utile est contenue dans le plan de base. Le nombre de taxa restant à étudier est ainsi allégé d'autant. On peut alors analyser les caractères, non pas de représentants choisis arbitrairement, mais de grands groupements monophylétiques ou de moins grands, voire unispécifiques, dont les branchements sont situés à la base du cladogramme général.

Cette dernière méthode conduit dans un premier temps à chercher à définir au sein du sous-ordre des Adephaga les groupements monophylétiques les plus vastes possible, qui rassemblent la majorité des espèces.

Deux groupes ont ainsi été isolés. Le premier constitue les « Hydradephaga », ou Adephaga aquatiques, déjà tenu pour monophylétique par un consensus des spécialistes contemporains. Le second est formé des Carabiques « supérieurs », que j'ai rassemblés dans une famille des « Harpalidae » pour laquelle des limites nouvelles ont été redéfinies (DEUVE, 1986, 1988a).

L'accord sur la monophylie de ces deux groupes permet de ne considérer pour chacun que son plan de base. Il peut être permis aussi de les placer « entre parenthèses », ou « en attente », dans les études phylogénétiques. Un des avantages de la méthode cladistique est en effet que l'omission d'un groupe monophylétique dans le cours d'une analyse de caractères n'invalide pas les résultats obtenus, mais les rend seulement incomplets. S'il n'en était pas ainsi, l'existence de taxa non encore connus rendrait non opératoire tout travail actuel. La qualité de « groupe-frère » est cependant dépendante de l'ensemble des taxa étudiés, de même parfois que la nature monophylétique d'un groupe.

Monophylie des Hydradephaga

Les auteurs du XX^{e} siècle se sont accordés d'un point de vue phénétique, pour réunir les familles aquatiques d'Adephaga dans un ensemble particulier, généralement nommé Hydradephaga. CROWSON (1966) fut le premier à y adjoindre les Trachypachidae.

Plus récemment, les auteurs qui ont utilisé la méthode cladistique ont conclu à la nature monophylétique des Hydradephaga. BELL (1966) tint pour monophylétique l'ensemble Trachypachidae + Hydradephaga pour lequel il proposa le nom de « Glabricornia ». Cette hypothèse a été retenue par BALL (1979) et WARD (1979), ainsi que par BAEHR (1979) à la suite de l'étude de la musculature du prothorax. ROUGHLEY (1981) a insisté sur le fait que les Trachypachidae partageaient au moins 9 des 10 synapomorphies caractéristiques des Hydradephaga. Plus récemment encore, dans un travail remarquable de précision, RUHNAU (1986), en ne considérant que les caractères des stades préimaginaux (larvaires et nymphaux), a relevé pas moins de 5 synapomorphies communes aux Hydradephaga, et 4 communes à l'ensemble Trachypachidae + Hydradephaga.

Il est permis de présumer, à la suite de ce consensus, que les Hydradephaga sont monophylétiques, éventuellement à la condition d'y joindre les Trachypachidae. Il serait cependant prématuré d'y voir une certitude absolue, tant sont nombreux les caractères adaptatifs dans ce groupe spécialisé à la vie aquatique.

Monophylie des Harpalidae

Si la monophylie des Hydradephaga avait déjà été reconnue par la majorité des auteurs, il n'en était pas de même des « Carabiques supérieurs » au sujet desquels les opinions divergeaient. J'ai donc cherché à définir dans ce groupe un ensemble monophylétique le plus vaste possible, fondé sur une coordination solide de caractères. Ce travail a conduit à donner à la famille des Harpalidae une acception nouvelle, qui inclue les Pseudomorphinae, mais rejette les Brachinidae (DEUVE, 1986, 1988a).

La morphologie abdominale et la localisation de l'orifice des glandes pygidiales, permettent de distinguer deux groupes parmi les Coléoptères Adéphages, dont rien n'indique *a priori* qu'ils correspondent à des groupements naturels : les *« Carabiques inférieurs »* dans lesquels on pourrait

Source : MNHN, Paris

inclure les Hydradephaga, avec un abdomen de type nébridien ou carabidien et des glandes pygidiales associées à l'urite IX, et les *« Carabiques supérieurs »* chez lesquels l'abdomen est de type harpalidien et les glandes de défense liées aux sclérites du segment VIII. Entre ces deux ensembles principaux, certaines lignées de *« Carabiques moyens »* présentent une moins bonne fixation de ces caractères. Chez les Broscidae par exemple, l'abdomen est de type harpalidien mais les glandes pygidiales associées au segment IX. Chez les Apotomidae au contraire, l'abdomen est d'un type nébridien mal caractérisé, mais les glandes associées au segment VIII. Enfin, chez les Melaenidae, l'orifice des glandes pygidiales débouche contre l'urite IX dans le genre *Melaenus*, mais contre l'urite VIII dans le genre *Cymbionotum*. C'est au niveau de ces familles qu'il faudra intensifier les recherches phylogénétiques pour mieux comprendre la systématique des Coléoptères Adephaga.

Il reste à démontrer que les Carabiques « supérieurs » soient dans leur ensemble monophylétiques, c'est-à-dire les familles « Psydridae » + Trechidae + Harpalidae. En revanche, la monophylie de la dernière famille citée peut être établie par la conjonction des quatre autapomorphies suivantes (DEUVE, 1986, 1988a) :

1. Abdomen de type harpalidien avec des apophyses marquées sur le bord antérieur du médiotergite VIII, renforcées chacune par une carène longitudinale.

Chez les Psydridae (fig. 90) et Trechidae (fig. 91, 92, 93) les apophyses, généralement moins longues, ne sont pas carénées. Parmi les Harpalidae, le type le plus plésiomorphe s'observe chez les Perigonini (fig. 95).

Une seule exception : un médiotergite VIII semblable à celui des Harpalidae se retrouve chez *Nototylus fryi* Schaum (Nototylidae), espèce singulière que de nombreuses particularités morphologiques éloignent par ailleurs des Carabiques moyens et supérieurs (organe protibial de toilette, pubescence frontale et antennaire, mandibules, sétulation primaire des élytres, etc.).

2. Orifices des glandes pygidiales situés contre le médiotergite VIII, voire associés à celui-ci pour former un organe plus spécialisé (épitergite).

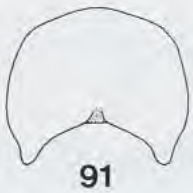
Chez les Trechidae et certains Psydridae, les orifices des glandes sont proches mais non accolés au médiotergite VIII (fig 16 et 21). Chez les Apotomidae et dans le genre *Cymbionotum*, les orifices sont situés contre le médiotergite VIII, mais il s'agit d'une évolution parallèle comme l'indiquent les autres caractéristiques de ces insectes qui correspondent à des lignées très différentes.

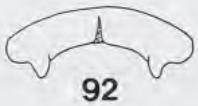
FIG. 90-110. — Le médiotergite VIII chez quelques Psydridae (fig. 90), Trechidae (fig. 91-93) et Harpalidae (fig. 94-110). On peut remarquer chez les Harpalidae la différenciation des apophyses et la présence de carènes de renforcement, ici représentées par un trait noir épais. — **90** : *Mecyclothorax ambiguus* (Erichson). — **91** : *Patrobus flavipes* Motchoulsky. — **92** : *Trechus latus* Putzeys. — **93** : *Synechostictus dahli* (Dejean). — **94** : *Silphomorpha colymbetoides* (Westwood). — **95** : *Euryperigona procera* (Fauvel). — **96** : *Amorphomerus raffrayi* (Chaudoir). — **97** : *Atranus collaris* Leconte. — **98** : *Chlaenius ranavalanae* Csiki. — **99** : *Hexagonia bicolor* Mateu. — **100** : *Abacetus salzmanni* (Germar). — **101** : *Peliocypas insularis* Fairmaire. — **102** : *Ega longiceps* Schaum. — **103** : *Neocolpodes sambavanus* Basilewsky. — **104** : *Pseudomasoreus meridionalis* Jeannel. — **105** : *Eunostus perrieri* Jeannel. — **106** : *Pentagonica ruficollis* Schmidt-Goebel. — **107** : *Galeritiola madecassa* (Fairmaire). — **108** : *Zuphium olens* (Rossi). — **109** : *Eurydera ornatipennis* (Fairmaire). — **110** : *Drypta dentata* (Rossi).

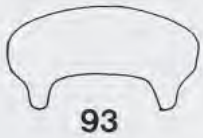
FIGS 90-110. — Mediotergite VIII in some Psydridae (fig. 90), Trechidae (figs 91-93), and Harpalidae (figs 94-110). Note in Harpalidae the differentiation of the apophyses and the presence of reinforced keels, indicated by thick black lines. — **90** : Mecyclothorax ambiguus *(Erichson)*. — **91** : Patrobus flavipes *Motchoulsky*. — **92** : Trechus latus *Putzeys*. — **93** : Synechostictus dahli *(Dejean)*. — **94** : Silphomorpha colymbetoides *(Westwood)*. — **95** : Euryperigona procera *(Fauvel)*. — **96** : Amorphomerus raffrayi *(Chaudoir)*. — **97** : Atranus collaris *Leconte*. — **98** : Chlaenius ranavalanae *Csiki*. — **99** : Hexagonia bicolor *Mateu*. — **100** : Abacetus salzmanni *(Germar)*. — **101** : Peliocypas insularis *Fairmaire*. — **102** : Ega longiceps *Schaum*. — **103** : Neocolpodes sambavanus *Basilewsky*. — **104** : Pseudomasoreus meridionalis *Jeannel*. — **105** : Eunostus perrieri *Jeannel*. — **106** : Pentagonica ruficollis *Schmidt-Goebel*. — **107** : Galeritiola madecassa *(Fairmaire)*. — **108** : Zuphium olens *(Rossi)*. — **109** : Eurydera ornatipennis *(Fairmaire)*. — **110** : Drypta dentata *(Rossi)*.

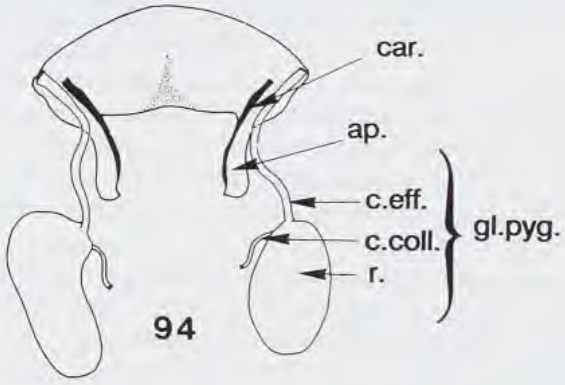
Source : MNHN, Paris

90

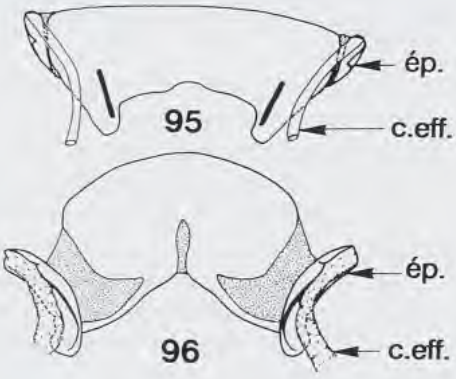

91


92


93



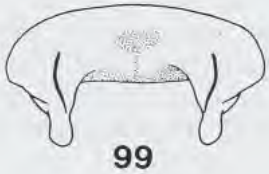
94



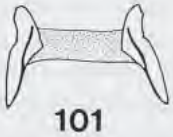
95 96

97

98

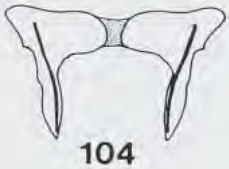

99

100

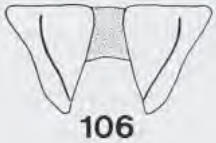

101

102

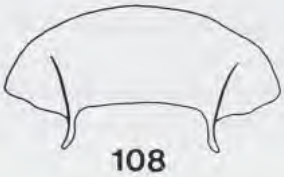
103


104

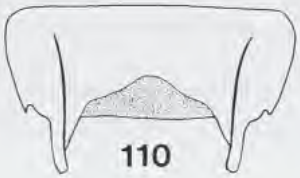
105


106

107


108

109


110

Source : MNHN, Paris

3. Absence de la soie mandibulaire chez l'imago.
La soie du scrobe mandibulaire est présente chez la très grande majorité des familles de Carabiques et son absence doit être considérée comme une apomorphie. Celle-ci s'observe parallèlement chez les Scaritidae.

4. Edéage caractéristique : les paramères fortement asymétriques, le droit conchoïde, achète ou quasiment achète.

De plus, les apodèmes du phallus sont différenciés en une coque globuleuse, ou « bulbe basal » (quelques rares exceptions). Le plus souvent, l'édéage est également marqué par une faible torsion dextre. Ce sont ces caractères qui ont permis à JEANNEL (1941, 1942) de redéfinir les « Harpalinae impilae » de VAN EMDEN comme un groupe naturel pour lequel il a proposé le nouveau nom de « Conchifera ».

L'ensemble défini par ces quatre autapomorphies correspond précisément aux Conchifera de JEANNEL, c'est-à-dire à la « sous-famille des Harpalinae » telle qu'elle a été récemment délimitée par ERWIN & SIMS (1984), mais à une exception près (voir plus loin le cas des Pseudomorphinae). Cette définition pose le problème du nom à donner à ce grand groupe monophylétique, mais aussi celui de la position de deux sous-famille et famille controversées, les Pseudomorphinae et les Brachinidae.

La question de savoir si les Coléoptères Carabiques doivent être divisés en plusieurs familles, ou en plusieurs sous-familles, voire tribus, n'est pas essentielle et correspond pour une large part à des considérations subjectives d'appréciation. Il faut souligner toutefois que tous les auteurs s'accordent pour reconnaître cet ensemble comme paraphylétique (*in* HENNIG, 1981, note n° 402) et, dans ces conditions, opposer une unique famille des Carabidae aux quelques familles d'Hydradephaga qui, eux, seraient monophylétiques, est paradoxal et n'est ni équilibré ni de nature à aider les études phylogénétiques par un libre jeu de ces entités. Plus importante est la question des limites que l'on donne au taxon du groupe-famille formé à partir du genre *Harpalus* et dont l'emploi a pris des acceptions diverses selon les auteurs, depuis le début du XIX^{e} siècle. En effet les Caraboidea (ou Carabidae *sensu lato*) étaient généralement tenus dans le passé pour un groupement naturel, dont étaient exclus Rhysodidae, Cicindelidae, et souvent Paussidae, qu'il fallait donc à leur tour subdiviser.

D'après JEANNEL (1941 : 5), la *Tabula synoptica* de Bonelli, publiée en 1810, est *« le premier essai de classification des Carabiques »* : ceux-ci y sont divisés en trois « *sectiones* » (Simplicimani, Integripennes, Truncatipennes) et 22 « *stirpes* » dont les noms, latinisés, sont formés à partir du radical d'un nom de genre et sont donc autant de taxa du groupe-famille utilisables pour la suite. En réalité, c'est LATREILLE qui a publié, en 1802 et 1806, le premier système classificatoire des Carabiques. Ils y sont divisés en huit « *stirpes* » dont, parmi les noms latinisés, deux sont dérivés de taxa génériques : « Elaphrii » (Stirps Prima) et « Graphipterides » (Stirps Secunda). En principe, si l'on applique strictement les règles de la nomenclature, ce sont donc Elaphridae Latreille (1802) et Graphipteridae Latreille (1802) qui devraient avoir priorité pour nommer les principales subdivisions des Carabiques. L'usage en a décidé autrement et c'est parmi les taxa introduits par BONELLI huit années plus tard qu'ont été choisis les noms disponibles les plus anciens du groupe-famille.

Un premier choix, arbitraire, a été fait par DEJEAN (1825-1831) qui, sur les 22 taxa de BONELLI, en a retenu deux, « Scaritides » et « Harpaliens », pour nommer deux de ses sept principales subdivisions des Carabiques. ERICHSON (1837) a repris les noms de BONELLI en en réduisant le nombre à dix, mais il fut surtout le premier auteur à distinguer deux grands groupes (simplement nommés « *Erste Abteilung* » et « *Zweite Abteilung* ») fondés sur l'état de développement de l'organe protibial de toilette et du lobe métépiméral — groupes qui seront repris par certains auteurs du XX^{e} siècle sous les noms de « Carabinae » et « Harpalinae ». Enfin, LECONTE, en 1853, a divisé ses « Carabinae » en trois sous-familles : Brachini, Harpalini, Scaritini. Il est à noter que les « Harpalini » de LECONTE correspondent exactement aux Conchifera de JEANNEL, définis un siècle après.

Quelques années plus tard, THOMSON (1859) proposa de diviser les Carabiques en trois autres sous-familles : Carabidea, Harpalidea et Omophronidea.

Source : MNHN, Paris

Ce sont ces quelques auteurs qui, par l'usage qu'ils en ont fait, ont donné au taxon du groupe-famille dérivé du genre *Harpalus* le rang d'une des toutes premières subdivisions des Coléoptères Carabiques.

Par la suite deux tendances se sont dégagées, la première consistait à conserver aux « Harpalii » de BONELLI leur seule acception restrictive d'origine, suivant en cela ERICHSON (1837) et LACORDAIRE (1854). C'est le cas de JEANNEL (1941, 1942) avec ses « Harpalidae », BASILEWSKY (1953) (« Harpalinae »), BALL (1960) et LINDROTH (1961) (« Harpalini »), KRYJANOVSKI (1976) (« Harpalitae »). On peut constater la grande variété des désinences employées. La deuxième est celle qui a utilisé la dénomination de « Harpalinae » dans un sens extensif pour désigner la majorité des Coléoptères Carabiques, ainsi distingués des « Carabinae » (BATES, 1882-1884) ou des « Carabinae et Pseudomorphinae » (HORN, 1881). SCHAUM (1860) et GANGLBAUER (1892) ont utilisé de telles classifications.

Cette seconde tendance a aussi été utilisée par les auteurs modernes et ceux qui, contemporains, n'ont pas adopté le système de JEANNEL. La « sous-famille des Harpalinae » a alors été opposée aux « Carabinae » ou Carabiques inférieurs et éventuellement aux « Scaritinae ». C'est le point de vue de CSIKI (1927-1933) (qui en exclut les « Mormolycinae »), ANDREWES (1929), VAN EMDEN (1936), CROWSON (1954, 1967), et DARLINGTON (1968). Ce type de classification présente toutefois un inconvénient majeur : les « Harpalinae » y correspondent à un groupement de tribus en quelque sorte juxtaposé à un autre, ou à quelques autres, groupements de rang taxonomique identique. La grande diversité des Carabiques « supérieurs » (Harpalinae) est opposée à la grande diversité des Carabiques « inférieurs » (Carabinae). Pourtant, si l'on démontre la monophylie des premiers, ils ne représentent qu'une lignée unique parmi un ensemble hétérogène de lignées, ce dont ne rendent pas compte de telles constructions systématiques. La récente classification d'ERWIN & SIMS (1984) présente à cet égard un premier progrès, puisque la « sous-famille des Harpalinae » y est opposée à cinq autres « sous-familles ».

D'après BAEHR (1979), l'étude de la musculature du thorax tendrait à indiquer que les « Harpalinae » pris dans l'acception de CROWSON, c'est-à-dire les « Conjuncti » de SLOANE (1923), seraient monophylétiques. C'est également l'avis de BILS (1976), mais cet auteur y inclut les « Brachininae ». BALL (1960), LINDROTH (1961-1969) et KRYJANOVSKI (1976) considèrent ce groupement comme artificiel. La question n'est pas réglée et, en attente de mieux, les Harpalidae (ou « Harpalinae ») pris dans le sens plus restreint des « Conchifera » de JEANNEL (« Harpalinae impilae » de VAN EMDEN) représentent le plus vaste groupement de « Carabiques supérieurs » qu'il soit possible de considérer comme monophylétique avec une quasi-certitude.

Une telle définition des Harpalidae comme groupe monophylétique apporte des indications nouvelles sur la position systématique de deux sous-famille ou famille controversées : les Pseudomorphinae et les Brachinidae. En effet, ou bien un taxon possède les quatre caractères autapomorphes qui ont permis de définir les Harpalidae et dans ce cas, sauf à remettre en question l'édifice construit, il doit y être inclus ; ou bien au contraire il ne les possède pas tous, voire n'en possède aucun, et il doit être écarté de cette famille. Les deux cas ont été rencontrés.

Position des Pseudomorphinae

Les Pseudomorphinae, créés par LACORDAIRE en 1854, rassemblent des Carabiques myrmécophiles aux formes étranges, dont le faciès évoque souvent celui des Gyrinidae ou de certains Blattodea, qui vivent principalement en Amérique et en Australie, mais aussi en Afrique orientale et en Asie du Sud-est. Les modifications morphologiques liées à leur spécialisation expliquent en partie les difficultés qu'ont toujours eues les systématiciens à leur assigner une place claire dans la classification. HORN (1881) tourna cette difficulté en divisant les Carabiques en trois sous-familles : Carabinae, Harpalinae et Pseudomorphinae, ce qui témoigne des singularités morphologiques de ce dernier groupe.

CSIKI, dans le *Coleopterorum Catalogus* (1933), plaça les « Pseudomorphini » à l'extrémité supérieure de sa classification des Carabiques, juste après les « Brachinini ». C'est cette conception qui

Source : MNHN, Paris

fut reprise par tous les auteurs suivants (BALL, 1960; LINDROTH, 1961-1969; DARLINGTON, 1968; KRYJANOVSKI, (1976) et qui a certainement inspiré JEANNEL (1941, 1942) lorsqu'il regroupa Brachinidae et « Pseudomorphidae » dans la Division des Balteifera. Très récemment cependant, BILS (1976) établit un cladogramme dans lequel les Pseudomorphinae étaient situés dans les Harpalidae près des Pericalini (Mormolycini). Cette idée a été reprise implicitement par BALL (1979 : 99) dans un phylogramme, tandis qu'ERWIN, qui a étudié de façon approfondie les stade préimaginaux des Pseudomorphinae (1981), les a situés finalement (ERWIN & SIMS, 1984; ERWIN, 1985) près des Hiletidae et Scaritidae.

L'étude des caractères de la segmentation abdominale montre sans ambiguïté que les Pseudomorphinae appartiennent à la famille des Harpalidae au sens qui a été défini plus haut ; le médiotergite VIII est profondément invaginé sous le VII quoique non totalement (abdomen de type harpalidien) et présente deux très longue apophyses carénées (fig. 94). Les glandes pygidiales, avec des canaux collecteurs principaux insérés à la base du réservoir près du sommet du canal efférent, sont d'un type caractéristique qui existe seulement chez les Harpalidae (KANEHISA & MURASE, 1977) et elles ont leur orifice contre le rebord postérieur du médiotergite VIII. Associées à l'absence de la soie mandibulaire dans le scrobe, ces caractéristiques signent l'appartenance de cette sous-famille aux Harpalidae.

Les caractères de l'édéage des Pseudomorphinae confirment ce classement. Cet organe est fortement coudé, aminci au niveau de cette coudure et présente un très faible torsion dextre. Les apodèmes basaux sont différenciés en coque globuleuse fermée ou « bulbe basal », sans aileron sagittal, tandis que sur le face ventrale de la base est visible un denticule qui doit faire fonction de condyle pour l'articulation des paramères. Des organes copulateurs de ce type existent seulement chez les Harpalidae.

Enfin, un dernier argument peut être apporté bien que les précédents soient suffisants en eux-mêmes : les travaux de MOORE & WALLBANK (1968) ont montré que les glandes défensives « pygidiales » du Pseudomorphinae *Sphallomorpha colymbetoides* sécrétaient de l'acide formique ce qui, d'après les résultats d'analyses chromatographiques recensés par KANEHISA & MURASE (1977) et WEATHERSTONE & PERCY (1978), est une caractéristique exclusive de la grande majorité des Harpalidae, excepté les Callistini, Panageini et certains Pterostichinae) et, d'après MOORE (1979), de quelques Psydridae.

L'appartenance des Pseudomorphinae aux Harpalidae paraît certaine mais, en revanche, la place de cette sous-famille au sein de la famille n'est pas connue et devra faire l'objet d'études complémentaires.

Position des Brachinidae

Plus encore que celle des Pseudomorphinae, la position des Brachinidae dans la phylogénie des Adephaga a fait l'objet de controverses, surtout anciennes, mais à l'inverse du cas précédent le débat n'est pas clos. Il semble cependant que l'utilisation des critères morphologiques qui ont servi à définir les Harpalidae soit de nature au moins à apporter de nouveaux arguments pour éloigner de cette famille les Brachinidae.

Depuis le début de ce siècle et jusqu'à une date récente, les Brachinidae ont été classés parmi les « Carabiques supérieurs », après les Harpalidae Lebiini et Dryptini, constituant avec ces derniers et quelques autres le vieux groupe artificiel des « Truncatipennes ». Tous les auteurs se sont accordés sur ce point, avec des variantes d'appréciation concernant l'importance du fossé qui séparait les Brachinidae des « autres Harpalinae » ou des « Conchifera ». Quant à l'existence d'un système de défense assez analogue qui était présent à la fois chez les Brachinidae et chez les Paussidae, elle était interprétée comme un exemple de convergence ou d'évolution parallèle. Les différences de structure des glandes pygidiales ne sont pas négligeables entre les deux familles (chambres d'explosion pédonculées chez les Brachinidae, non pédonculées chez les Paussidae), et, de plus, les autres caractères morphologiques et en particulier l'état d'évolution de l'organe protibial de toilette, assignaient sans contestation possible la place des Paussidae dans les « Carabiques inférieurs » (bien

Source : MNHN, Paris

que les pleures métathoraciques fussent de type « Limbata ») et celle des Brachinidae dans les Carabiques supérieurs.

Après des remarques pertinentes d'ERWIN (1970) sur certains traits primitifs des Brachinidae, EISNER *et al.* (1977) attirèrent l'attention sur la possibilité de réunir dans le groupe monophylétique des « Bombardiers » les tribus suivantes : « Brachinini, Metriini, Ozaenini et Paussini »; c'est-à-dire Brachinidae et Paussidae. En effet, non seulement ces deux familles ont en commun une spécialisation analogue et sans doute homologue des glandes pygidiales, qui permet par une réaction catalytique d'oxydation de porter à plus de 100°C les produits sécrétés et de les évacuer avec le bruit d'une petite explosion crépitante (ANESHANSLEY, 1969), d'où le surnom de « Bombardiers » donné à ces insectes, mais l'analyse chromatographique de ces produits (benzoquinones et alcanes) montre une grande similitude de composition, qui a semblé peu compatible avec l'hypothèse d'une convergence. Ces résultats ont déterminé BALL (1979), puis ERWIN & SIMS (1984), à réunir côte à côte les Paussidae et les Brachinidae dans la classification des Coléoptères Carabiques. Quelques années plus tard, BALL & MCCLEVE (1990) sont revenus sur cette interprétation. Il faut remarquer aussi que des produits de sécrétion comparables ont été trouvés chez des Harpalidae Callistini du genre *Chlaeniellus* et chez des Scaritidae Clivinini du genre *Clivina* (KANEHISA & MURASE, 1977).

Cette hypothèse de l'exclusion des Brachinidae des « Carabiques supérieurs » peut être appuyée par plusieurs autres caractères (DEUVE, 1988a), en particulier ceux qui ont été tirés de l'étude de la morphologie abdominale.

a) L'édéage des Brachinidae présente dans son plan de base un paramère droit conchoïde, peu différent de celui des Harpalidae, que l'on retrouve chez les Crepidogastrini. En revanche, le développement dans cette même tribu des apodèmes basaux du phallus en coque globuleuse ne s'observe pas chez tous les Brachinidae et n'appartient donc sans doute pas au plan de base de cette famille.

b) La soie mandibulaire est présente alors qu'elle est absente chez tous les « Truncatipennes ».

c) Enfin et surtout, l'abdomen des Brachinidae n'est pas de type harpalidien et les glandes pygidiales sont associées non pas à l'urite VIII, mais à l'urite IX, ce qui est caractéristique des Carabiques moyens et inférieurs.

Les caractères précédents indiquent que les Brachinidae ne doivent plus être classés parmi les Truncatipennes, à l'extrémité supérieure de la classification des coléoptères Carabiques, mais ils ne prouvent pas une relation de groupes-frères avec les Paussidae. Seule la mise en évidence de synapomorphies communes aux deux familles et indiscutables permettrait d'apporter à ce problème une solution définitive.

On pourrait aussi penser que les caractères plésiomorphes (relativement aux Harpalidae) de l'édéage dans le plan de base des Brachinidae et la persistance de la soie mandibulaire, laquelle est présente dans les stades préimaginaux, sont liés aux traits néoténiques qui ont déjà été signalés chez les représentants de cette famille (ERWIN, 1970). Cela semble en tout cas exclu pour le caractère de la localisation de l'orifice des glandes « pygidiales » de défense car on comprendrait mal comment l'association à l'urite IX, avec toutes les spécialisations qui s'y sont développées, serait un aspect néoténique, alors que chez les Harpalidae c'est à l'urite VIII que ces glandes sont associées.

Parmi les synapomorphies qui seraient communes aux Brachinidae et aux Paussidae, on peut avancer avec prudence l'existence dans ces deux familles de ces fameux traits néoténiques (ERWIN, 1970; DEUVE, 1987a) et en particulier, chez certaines espèces, la présence de latérotergites VIII écartés ou entrecroisés à la face ventrale du postabdomen. L'orthotopie des genitalia femelles, parfois observée, serait liée à ces caractères.

Quelques autres arguments, faibles en eux-même, peuvent être avancés pour associer ces deux familles, par exemple l'adaptabilité à la vie troglobie en zone tropicale, qui est exceptionnelle chez les Carabiques inférieurs et moyens, mais se rencontre dans le genre *Ozaenaphaenops* pour les Paussidae et dans le genre *Brachynillus* pour les Brachinidae. De même, les caractères des paramères de l'édéage sont voisins : chez les Brachinidae, à l'exception des Crepidogastrini, le paramère droit s'enroule en baudrier autour de l'édéage, ce qui a conduit JEANNEL (1941, 1942) à créer pour cette famille le terme de « Balteifera »; mais cette tendance s'observe aussi chez de nombreux Paussidae Ozaenini où le paramère droit est plaqué et incurvé autour du flanc du tube pénien.

Source : MNHN, Paris

Des études anatomo-morphologiques plus approfondies permettront peut-être de trouver d'autres caractères pour réunir dans un même ensemble les Paussidae et les Brachinidae, mais rien n'est moins certain. En fait, les deux familles présentent de grandes disparités pour la majorité de leurs caractères morphologiques et l'étude comparative de leurs genitalia femelles le confirme (cf. p. 108 à 122). Les systèmes défensifs prétendus analogues, qui sont à l'origine de l'hypothèse d'une relation de groupes-frères entre Paussidae et Brachinidae, ne sont pas en réalité absolument identiques, tant en ce qui concerne l'anatomie fine des chambres d'explosion que les chaleurs des réactions histochimiques et les modes d'éjection. Ils pourraient avoir été obtenus par convergence. Mais dans cette dernière hypothèse, la question de la position phylogénétique des Brachinidae au sein des Adephaga n'en reste pas moins posée.

LES GENITALIA FEMELLES DANS LES DIFFÉRENTES FAMILLES D'ADEPHAGA

Les études préliminaires de morphologie comparée et la définition de deux principaux groupements monophylétiques, ont donné un cadre qui permet d'aborder une revue descriptive de la diversité anatomique des genitalia ectodermiques femelles chez les Adephaga. Ont été étudiées les seules structures cuticulaires, c'est-à-dire le moule des voies génitales.

La terminologie utilisée est celle définie dans le glossaire. Le postabdomen des femelles est constitué des médiotergites VIII et IX sur sa face dorsale; des latérotergites VIII, jointifs ou fusionnés en arceau, et des latérotergites IX qui portent les coxostyles, sur sa face ventrale. Les gonopodes VIII, rudimentaires, sont présents ou ne le sont pas. Les genitalia sont en principe épitopiques, le gonopore secondaire est alors situé en arrière de l'urite VIII, à proximité de la base des gonopodes IX. Ceux-ci sont dimères (condition plésiomorphe) ou monomères (condition apomorphe).

Les voies génitales ectodermiques sont constituées d'un vagin souvent dilaté à son extrémité apicale en « bourse copulatrice », issu du développement des poches génitales des segments VIII et IX, et d'un oviducte, en principe ventral, issu du développement de la poche génitale du segment VII. Sur le vagin peuvent être présents une spermathèque, parfois munie d'une glande annexe, et une glande accessoire. Rappelons que glande annexe de la spermathèque et glande accessoire du vagin n'ont jamais été observées simultanément dans les genitalia des Coléoptères Adephaga.

Pour les caractères les plus remarquables de l'évolution des voies génitales ectodermiques dans l'ensemble du sous-ordre, on pourra se reporter aux chapitres précédents. Sont données ci-après des descriptions des caractères généraux pour chaque famille à l'exception des deux grands ensembles supposés monophylétiques : les Hydradephaga, représentés par le genre *Amphizoa*, et les Harpalidae, dont les caractéristiques ne s'éloignent guère de celles visibles chez les Trechidae.

Descriptions générales

Rhysodidae

Fig. 111, 112

Les Rhysodidae représentent une famille cosmopolite de près d'une centaine d'espèces qui vivent dans le bois putréfié et se nourissent de filaments mycéliens. Spécialisé, morphologiquement homogène, ce groupe est sans nul doute monophylétique.

L'abdomen est de type nébridien, les glandes pygidiales associées à l'urite IX, le médiotergite VIII très différencié. La face ventrale est remarquable au fort développement du triangle intermétacoxal du ventrite II. Ce dernier caractère est vraisemblablement plésiomorphe et il est ainsi possible que les Rhysodidae représentent le groupe-frère de tous les autres Adephaga (excepté peut-être les Gehringiidae).

Source : MNHN, Paris

Contrairement à ce que j'ai pu écrire précédemment (DEUVE, 1987b), les lames sclérifiées visibles entre les gonopodes IX, sous l'orifice génital femelle, ne correspondent pas à une *plaque sous-génitale*, telle qu'il s'en observe chez *Amphizoa* (gonopodes VIII fusionnés), mais à des expansions des gonosubcoxites. Il n'y a pas de gonopodes VIII.

Les genitalia ectodermiques internes montrent une spermathèque différenciée, mais pas de formations glandulaires apparentes (fig. 112).

Espèces étudiées : *Clinidium planum* (Chevrolat), *Rhysodes germari* Ganglbauer, *R. sulcatus* (F.).

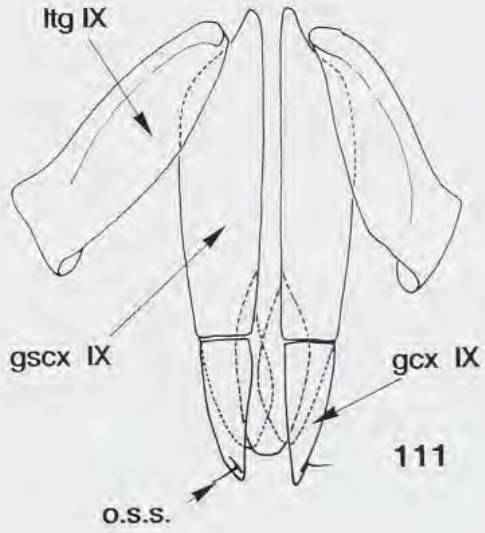
Clinidium planum (Chevrolat) (fig. 111-112)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié en « pygidium » convexe, fortement sclérotinisé et pubescent. Triangle intermétacoxal du ventrite II de grande taille, peu régressé, aussi large que les parties latérales. Ventrites III et IV fusionnés, sans ligne de suture visible. Ventrite III participant peu à la formation des cavités cotyloïdes des metacoxae. Une paire de fossettes transversalement allongées sur les ventrites III à VII, situées de part et d'autre de la ligne de symétrie.

Terminalia. Genitalia épitopiques; gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX. Constitution d'un ovipositeur fermé ventralement par deux excroissances des bordures internes des gonosubcoxites IX (fusionnés médianement en une lamelle unique), dorsalement par deux autres excroissances lamelliformes (non pas fusionnées mais entrecroisées) des mêmes gonosubcoxites, et le tout entouré ventro-latéralement par le corps des gonocoxites. Gonosubcoxites IX glabres, allongés. Gonocoxites en onglet allongé, dans le prolongement mais non fusionnés au gonosubcoxites. Un organe bisétulé subapical.

Pas trace visible des gonopodes VIII.

Voies génitales. Vagin simple et inerme, étroit et allongé, aussi long que les gonosubcoxites IX, membraneux avec des replis longitudinaux. Pas de bourse copulatrice différenciée. Oviducte ventral, débouchant non loin de l'extrémité antérieure du vagin. Conduit de la spermathèque avec une douzaine de courtes excroissances lobulaires disposées en épis. Capsule digitiforme, lisse, aussi longue que le conduit efférent. Pas de formations glandulaires visibles.



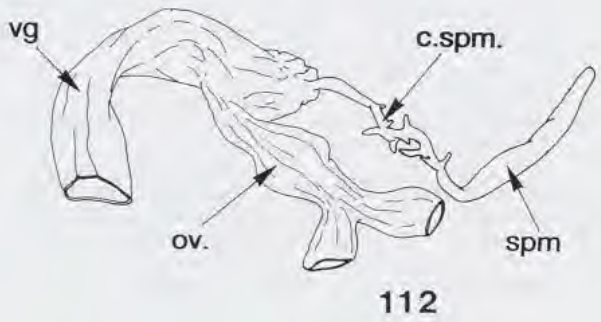


FIG. 111-112. — Genitalia femelles de *Clinidium planum* (Chevrolat) (Rhysodidae). — **111** : Genitalia externes. — **112** : Genitalia internes.

FIGS 111-112. — Female genitalia of Clinidium planum *(Chevrolat) (Rhysodidae).* — **111** : *External genitalia.* — **112** : *Internal genitalia.*

Source : MNHN, Paris

Gehringiidae

Fig. 113-115

Famille monospécifique, relictuelle, du nord des Montagnes Rocheuses. L'abdomen est de type nébridien. Le raccourcissement du médiotergite VII et la présence d'expansions appendiculiformes sétigères sur les latérotergites IX sont des autapomorphies remarquables de cette famille. Les genitalia internes présentent peu de particularités, sinon l'existence d'une formation bulbeuse à la base du canal de la spermathèque. Pas de formations glandulaires apparentes.

Espèce étudiée : *Gehringia olympica* Darlington.

Gehringia olympica Darlington (fig. 113-115)

Abdomen de type nébridien, mais le tergite VII curieusement plus court que les précédents. Tergite VIII différencié en un fort « pygidium » qui ferme dorsalement l'extrémité abdominale, sa marge postérieure marquée par deux encoches caractéristiques correspondant à la localisation des orifices des glandes défensives. Face ventrale avec les ventrites II, III et IV fusionnés, une faible ligne de suture cependant visible dans sa partie médiane entre les ventrites III et IV. Les cavités cotyloïdes courtes et étroites. Pas de véritable triangle intermétacoxal du ventrite II mais une large plage consécutive à l'écartement des hanches postérieures. Ventrite VII modérément dilaté en arrière et « portant » le postabdomen.

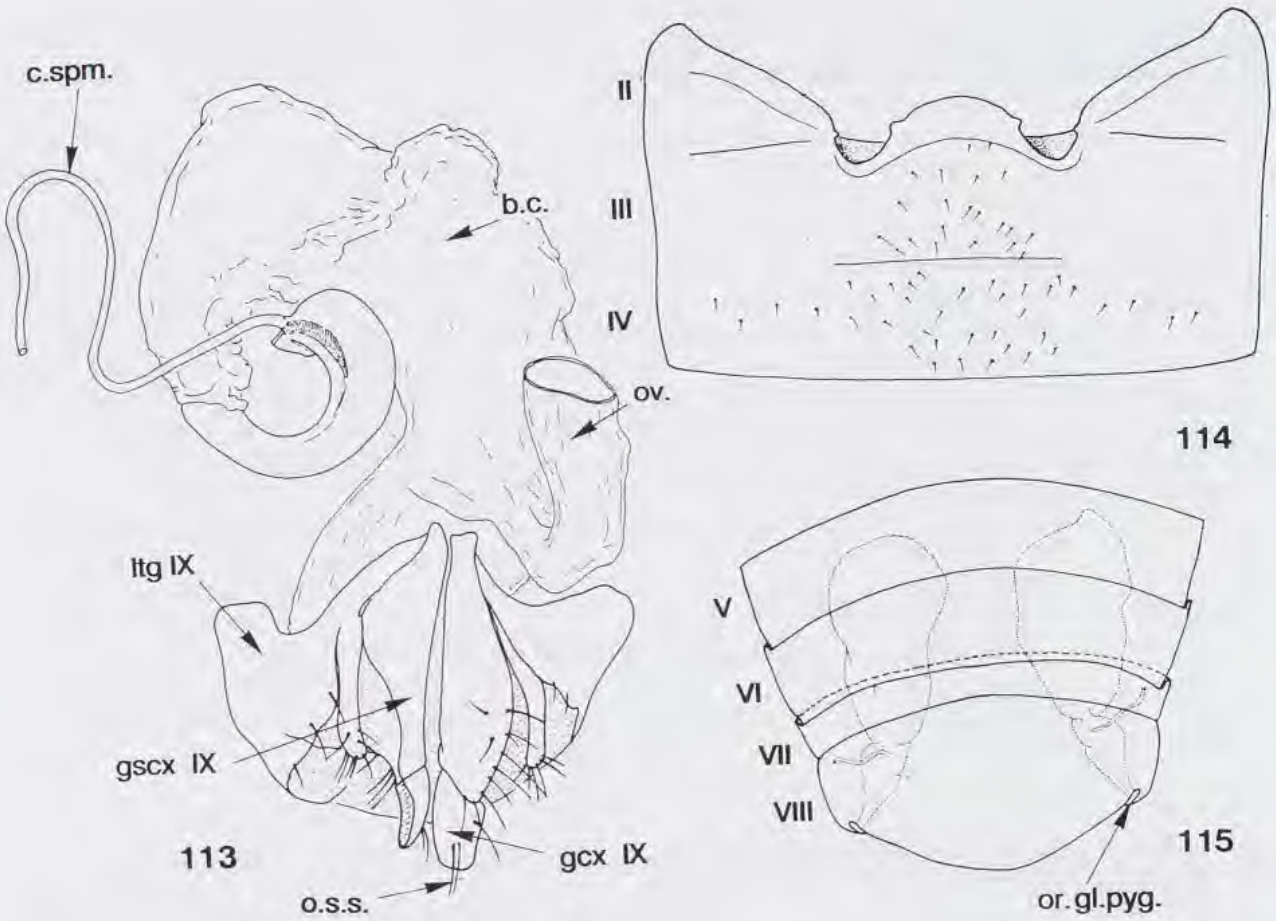


FIG. 113-115. — Abdomen et genitalia femelles de *Gehringia olympica* Darlington (Gehringiidae). — **113** : Urite IX et genitalia ectodermiques, face ventrale. — **114** : Ventrites II, III et IV. — **115** : Médiotergites V à VIII et glandes de défense.

FIGS 113-115. — Abdomen and female genitalia of Gehringia olympica *Darlington (Gehringiidae).* — **113** : *Urite IX and ectodermic genitalia, ventral face.* — **114** : *Ventrites II, III, and IV.* — **115** : *Mediotergites V to VIII and defensive glands.*

Source : MNHN, Paris

Terminalia. Genitalia épitopiques à gonopore secondaire ouvert en apparence en arrière de l'urite IX.

Latérotergites VIII contigus. Latérotergites IX remarquables par la présence sur chacun d'un prolongement appendiculiforme, à extrémité plurisétulée, jouxtant les coxostyles.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite allongé, trois fois plus long que large, avec quelques soies éparses sur sa face externe. Gonocoxite en onglet à peine plus long que large, avec un organe bisétulé subapical.

Ni gonopodes VIII, ni ventrite X visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral, coudé à sa base. Vagin dilaté en poche assez volumineuse, aminci vers son extrémité antérieure et prolongé par une formation bulbeuse allongée et courbée en demi-cercle. Conduit de la spermathèque long, fin et tubulaire.

Cicindelidae

Fig. 116-121

Famille cosmopolite, certainement monophylétique, présentant des autapomorphies nombreuses, déjà bien connues dans la littérature pour la plupart d'entre elles. L'abdomen est particulier avec, chez la femelle, constitution d'un long tube de ponte télescopique : le dernier tergite apparent est le VII, tandis que l'urite VIII est profondément invaginé. Chez le mâle, le dernier médiotergite apparent est le VIII.

Les latérotergites IX de la femelle sont divisés en deux sclérites dont le plus dorsal jouxte le médiotergite IX et tend à le recouvrir latéralement (fig. 118). Les gonocoxites IX présentent toujours deux articles juxtaposés, dont l'identité est d'ailleurs mal comprise (fig. 119).

Les voies génitales ectodermiques possèdent une symétrie bilatérale et montrent toujours un vagin dilaté en bourse copulatrice dorsale. La présence d'une apophyse ligulaire est fréquente. La spermathèque, lisse avec un assez long conduit, prend naissance non loin de la base de l'oviducte. Il n'y a pas de véritable apophyse vaginale, mais souvent une sclérification de la face ventrale, concave, de la bourse copulatrice, qui correspond peut-être aux vestiges du sternite VIII. Ni glande annexe, ni glande accessoire. Des glandes suppléantes auriculiformes ont été observées chez *Tricondyla* (fig. 119 et 120).

Ces genitalia internes sont indistincts, dans leurs caractères généraux, de ceux des Carabidae. Le médiotergite X et la phallobase sont présents chez le mâle, tout comme chez les Carabidae.

Espèces étudiées : *Cicindela campestris* L., *C. lunulata* F., *Dromica carinulata* Chaudoir, *D. setosula* Horn, *Megacephala euphratica* Latreille, *M. sobrina* Dejean, *Platychila pallida* (F.), *Pogonostoma chalybaeum* Klug, *Therates basalis* Dejean, *Tricondyla aptera* (Olivier).

Dromica setosula Horn (fig. 116)

Abdomen remarquable par la formation d'un tube de ponte téléscopique. Tergite VII plus allongé que les précédents et faiblement pubescent sur sa marge postérieure. Tergite VIII glabre, subcarré, aussi long que large, profondément invaginé et séparé du tergite VII par une longue « membrane intersegmentaire ». Tergite IX long et étroit mais sclérifié, son extrémité postérieure différenciée en lobe membraneux pubescent, sa moitié antérieure partiellement recouverte sur ses marges latérales par les bords des latérotergites IX. Face ventrale avec les ventrites III et IV à peine soudés, la ligne de suture extrêmement nette sur toute sa longueur, rectiligne. Ventrite VII pas plus allongé que les précédents, sa marge postérieure frangée de soies et modérément échancrée en son milieu.

Terminalia. Genitalia épitopiques à gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX.

Latérotergites VIII pubescents, fusionnés mais avec une profonde échancrure postéro-médiane qui permet de distinguer en arrière deux lobes aigus. Chaque latérotergite prolongé en avant par une longue apophyse en baguette rectiligne.

Latérotergites IX remarquables car formés chacun de deux sclérites distincts. Le premier, plus dorsal, encadre et recouvre partiellement le médiotergite IX. Son extrémité postérieure est différenciée en lobe membraneux pubescent. Le second, plus ventral et situé dans un plan parasagittal, est prolongé en avant en un lobe arrondi.

Gonopodes IX trimères. Gonosubcoxite IX assez allongé et faiblement pubescent sur sa face interne. Gonocoxite en onglet fortement sclérifié. Un petit onglet secondaire en position plus interne.

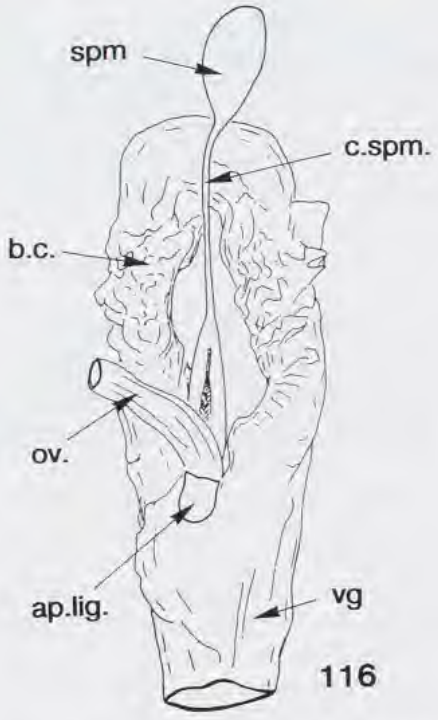
Pas de gonopodes VIII visibles. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin dilaté en avant, formant une bourse copulatrice creusée ventralement en une corbeille à fond modérément sclérifié (restes du sternite VIII ?). Sur la bordure postérieure de cette corbeille débouchent l'oviducte commun et, à la base de ce dernier, la spermathèque. Celle-ci sous la forme d'une capsule membraneuse, reliée à la bourse copulatrice par un conduit extrêmement fin, filiforme, qui est dilaté à sa base. Pas de glande accessoire.

Platychila pallida (F.) (fig. 117)

Abdomen remarquable par la formation d'un tube de ponte télescopique. Le dernier tergite apparent est le VII (« propygidium ») qui est fortement développé et ferme dorsalement

Source : MNHN, Paris



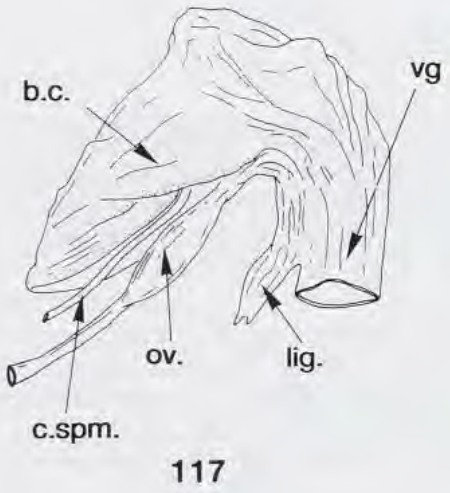


FIG. 116-117. — Genitalia femelles des Cicindelidae *(female genitalia of Cicindelidae)*. — **116** : *Dromica setosula* Horn. — **117** : *Platychila pallida* (F.).

l'extrémité abdominale. Tergite VIII invaginé sous le VII, sans apophyses antérieures. Tergite IX invaginé lui-même sous le VIII, allongé et étroit, peu sclérifié. En rapport avec la différenciation du tube de ponte télescopique, le tergite V est prolongé en avant par deux apophyses paramédianes en forme de baguettes étroites dilatées à leur extrémité. Face ventrale avec les ventrites III et IV soudés, la ligne de suture continue sur toute sa longueur et bien visible. Ventrite VII dilaté en arrière, non échancré.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX.

Latérotergites IX divisés en deux sclérites bien distincts : un sclérite dorsal sous la forme d'un lobe à extrémité saillante et pubescente, qui encadre le médiotergite; un sclérite plus ventral situé dans un plan parasagittal, son antecosta coudée en avant.

Gonopodes IX trimères. Gonosubcoxites assez allongés. Gonocoxites en onglets falciformes longs et fins. Chaque gonopode avec un onglet secondaire plus interne, sous la forme d'une longue épine sclérifiée atteignant les deux-tiers de la longueur du gonocoxite.

Pas de gonopodes VIII visibles. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Oviducte ventral avec *ligula basalis* distincte. Vagin élargi et prolongé en avant en une bourse copulatrice recourbée ventralement en U renversé. Débouché du conduit de la spermathèque contre la base de l'oviducte commun. Pas de sclérification.

Tricondyla aptera (Olivier) (fig. 118 à 120)

Mêmes caractères généraux que les autres Cicindelidae. L'onglet interne fixé à l'extrémité du gonosubcoxite IX, plus long et plus robuste que le gonostyle. Celui-ci bifide. Deux glandes symétriques sur les côtés du proctodeum, sous la forme de deux vésicules sécrétoires en oreillettes.

Vagin formant bourse copulatrice. Oviducte ventral. Spermathèque avec une capsule membraneuse fusiforme, finement annelée ; le conduit tubulaire, élargi à sa base et inséré près de la base de l'oviducte. Une sclérification bien visible sur la face ventrale de la bourse copulatrice, juste en avant du point d'insertion du conduit de la spermathèque.

Pogonostoma chalybaeum Klug (fig. 121)

Abdomen avec tube de ponte télescopique. Le dernier tergite apparent est le VII, allongé et différencié en clypéus, qui « ferme » dorsalement l'extrémité abdominale. Tergite VI non différencié mais, curieusement, le tergite V nettement plus allongé que le VI. Tergite VIII totalement invaginé, aussi long que large et fortement convexe, formant le toît dorsal du tube de ponte. Tergite IX bien sclérifié mais très long et étroit, son extrémité postérieure pubescente. Face ventrale avec les ventrites III et IV soudés, mais la ligne de suture très visible sous la forme d'un sillon profond transversal. Ventrite VII non allongé en arrière mais échancré au milieu du bord postérieur, avec une rangée de soies sensorielles alignées sur la marge. Ventrite II encore relativement sclérifié au niveau des cavités coxales.

Terminalia. Genitalia épitopiques, le gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX.

Latérotergites VIII fusionnés en un arceau ventral unique qui forme la moitié ventrale, au niveau de ce segment, du tube de ponte télescopique. Chaque latérotergite caréné et prolongé en avant par une courte apophyse.

Source : MNHN, Paris

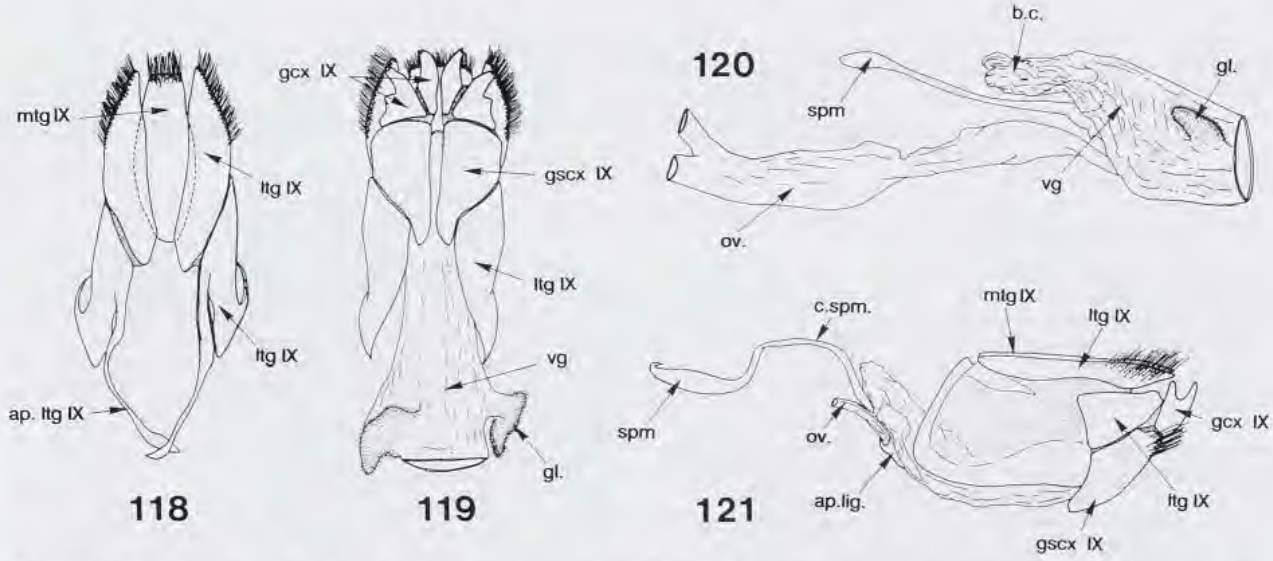


FIG. 118-121. — Genitalia femelles des Cicindelidae. — **118** : *Tricondyla aptera* (Olivier), face dorsale de l'urite IX. — **119** : *Idem*, face ventrale de l'urite IX et de la base du vagin. — **120** : *Idem*, face latérale gauche des conduits génitaux ectodermiques. — **121** : *Pogonostoma chalybaeum* Klug, face latérale gauche, urite IX et conduits génitaux.

FIGS 118-121. — Female genitalia of Cicindelidae. — **118** : Tricondyla aptera *Olivier, dorsal face of urite IX.* — **119** : Idem, *ventral face of urite IX, and base of the vagina.* — **120** : Idem, *left side of the ectodermic genital ducts.* — **121** : Pogonostoma chalybaeum *Klug, left side, urite IX and genital ducts.*

Latérotergites IX complexes. Dorsalement, un lobe allongé et étroit, pubescent à son extrémité, encadre le médiotergite IX. Plus ventralement, on observe un sclérite distinct, situé dans un plan parasagittal, avec l'antecosta coudée en équerre. Plus postérieurement, un troisième sclérite, par ailleurs soudé à la moitié apicale du gonosubcoxite IX, correspond sans doute à un latérotergite X.

Gonopodes IX trimères. Gonosubcoxite allongé et pubescent. Gonocoxite plus petit mais fortement sclérifié et bifide. Un onglet supplémentaire situé contre la face interne du gonocoxite.

Pas de gonopodes VIII visibles. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Vagin assez allongé, sans sclérifications, son extrémité apico-ventrale faiblement déprimée en corbeille dans laquelle débouche l'oviducte commun, ventral, et la spermathèque. Celle-ci en capsule allongée finement annelée, le conduit long et tubulaire. Oviducte sans *ligula basalis* distincte.

Carabidae

Fig. 38, 51, 122-126

Famille dont l'actuelle répartition, associée à la persistance de nombreux caractères plésiomorphes, souligne l'extrême ancienneté. Les Cychrini et les *Carabus* sont propres à la zone Holarctique, les *Pamborus* vivent en Australie, les *Ceroglossus* au Chili, seuls les *Calosoma*, souvent ailés et dans ce cas bons voiliers, sont cosmopolites.

Les alvéoles caractéristiques des latérotergites IX, dans lesquels débouchent les glandes pygidiales, sont une autapomorphie de cette famille qui est très vraisemblablement monophylétique. L'abdomen de la femelle est de type carabidien, le dernier tergite apparent est le IX. Les latérotergites IX sont prolongés en avant par de longues apophyses d'attache musculaire en rapport avec l'élaboration d'un tube de ponte télescopique.

Les voies génitales ectodermiques présentent une symétrie bilatérale et sont semblables à celles des Cicindelidae, avec la différenciation d'une nette bourse copulatrice. La spermathèque est de forme variable, courte (fig. 122 et 126) ou filiforme (fig. 123, 124, 125), mais toujours insérée contre la base de l'oviducte. La présence d'une apophyse ligulaire est de règle. Il n'y a jamais ni glande annexe, ni glande accessoire.

Source : MNHN, Paris

Les gonopodes VIII sont présents sous la forme de courtes barrettes sclérifiées situées entre les gonopodes IX, sous le gonopore. Chez le mâle persiste un médiotergite X individualisé et une phallobase avec un sclérite pair assez développé.

Espèces étudiées : *Carabomorphus alluaudi* Jeannel, *Carabus auronitens* F., *C. canaliculatus* Adams, *C. granulatus* L., *Ceroglossus darwini* (Hope), *C. solieri* Roeschke, *Cychrus caraboides* (L.), *C. italicus* Bonelli, *C. minshanicola* Deuve, *Brennus marginatus* (Fischer), *Pamborus alternans* Latreille, *P. viridis* Gory.

Cychrus italicus Bonelli (fig. 126)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII plus étroit que les précédents, allongé, mais sans apophyses antérieures. Tergite IX bien individualisé et sclérifié, son bord postérieur arrondi en demi-cercle. Face ventrale sans particularités.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en apparence sur l'urite IX.

Latérotergites VIII contigus mais séparés l'un de l'autre par un net sillon membraneux. Chacun bordé sur sa marge postérieure par une rangée de courtes soies et prolongé en avant par une longue apophyse recourbée vers l'extérieur.

Latérotergites IX sclérifiés, une courte apophyse dans la zone antecostale, recourbée vers l'extérieur. Quelques soies éparses près de la marge postérieure.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite à peine plus long que large, modérément pubescent. Gonocoxite en onglet à peine plus court que le gonosubcoxite. Pas d'organe bisétulé.

Ni gonopodes VIII, ni ventrite X visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral, avec un sclérite ligulaire caractéristique, en lame foliacée un peu plus longue que large. Vagin étroit à la base, puis dilaté en une volumineuse bourse copulatrice aux parois plissées. Une assez longue spermathèque vermiforme insérée à la base de l'oviducte, mais plus dorsale que celui-ci. Pas de sclérifications vaginales.

Pamborus alternans Latreille (fig. 125)

Abdomen de type carabidien. Tergite VII un peu plus allongé que les précédents. Tergite VIII peu allongé, sans apophyses antérieures. Tergite IX bien sclérifié, transverse, non totalement invaginé sous le VIII, bordé latéralement par un alvéole caractéristique dans lequel débouche le canal efférent des glandes pygidiales (autapomorphie des Carabidae). Face ventrale sans particularité, les ventrites III et IV soudés mais la ligne de suture très distincte sur toute sa longueur, faiblement sinueuse.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génitale situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus, séparés l'un de l'autre par un sillon médian membraneux. Chacun prolongé en avant par une longue apophyse en baguette faiblement dilatée à son extrémité.

Latérotergites IX bien sclérifiés, leur extrémité postérieure arrondie en lobe avec quelques soies terminales. Antecosta coudée en équerre.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite aussi long que large et pubescent. Gonocoxite en onglet large, subtriangulaire, modérément pubescent, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII non distincts. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Vagin différencié en bourse copulatrice aussi large que longue. Sclérite ligulaire à la base de l'oviducte, plus ventral que celui-ci. Juste en avant de l'oviducte débouche le conduit extrêmement long et fin, filiforme, de la spermathèque.

Carabus auronitens F. (fig. 38, 51, 124)

Abdomen de type carabidien. Tergite VII plus allongé que les précédents mais un peu moins large, participant à la formation d'un tube de ponte. Tergite VIII encore moins large, allongé, en partie télescopé dans le VII, seul le tiers postérieur est libre lorsque l'abdomen est en position de repos. Tergite IX bien développé, visible dorsalement, sa marge postérieure arrondie en demi-cercle. Face ventrale sans particularité, les ventrites III et IV soudés mais la ligne de suture distincte sur toute sa longueur, à peu près rectiligne. Une rangée de courtes soies plus ou moins bien alignées sur chaque côté du ventrite IV. Une paire de soies symétriques sur les ventrites IV à VI. Ventrite VII longuement développé en arrière, portant le postabdomen, son bord postérieur arrondi, une huitaine de soies marginales.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus, séparés l'un de l'autre par un sillon médian membraneux. Chacun prolongé par une longue apophyse antérieure, en baguette étroite faiblement dilatée à son extrémité.

Latérotergites IX bien sclérifiés, leur marge postérieure subrectiligne, achète. Antecosta coudée en angle aigu à sommet arrondi.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite un peu plus long que large, modérément pubescent. Gonocoxite en onglet large, subtriangulaire, l'extrémité arrondie, avec quelques soies mais surtout un très net organe subapical bisétulé.

Gonopodes VIII sous la forme de baguettes sclérifiées étroites situées à la base des gonosubcoxites, en avant de l'orifice génital.

Voies génitales. Vagin différencié en bourse copulatrice arrondie. Un fort sclérite ligulaire à la base de l'oviducte, plus ventral que celui-ci. Contre l'oviducte, plus dorsalement, débouche la fine spermathèque tubuliforme.

Carabomorphus alluaudi Jeannel (fig. 122)

Mêmes caractères que l'espèce précédente, toutefois les ventrites III et IV davantage pubescents. Voies génitales de même type. Vagin différencié en une volumineuse bourse copulatrice à parois plissées et avec de nettes sclérifications ventrales. Spermathèque tubuliforme plus courte et élargie à son extrémité.

Ceroglossus darwini (Hope) (fig. 123)

Mêmes caractères que *Pamborus alternans* L. Apophyses antérieures des latérotergites VIII en baguettes plus larges. Spermathèque également sous la forme d'un conduit filiforme long et fin. Gonopodes VIII non distincts.

Source : MNHN, Paris

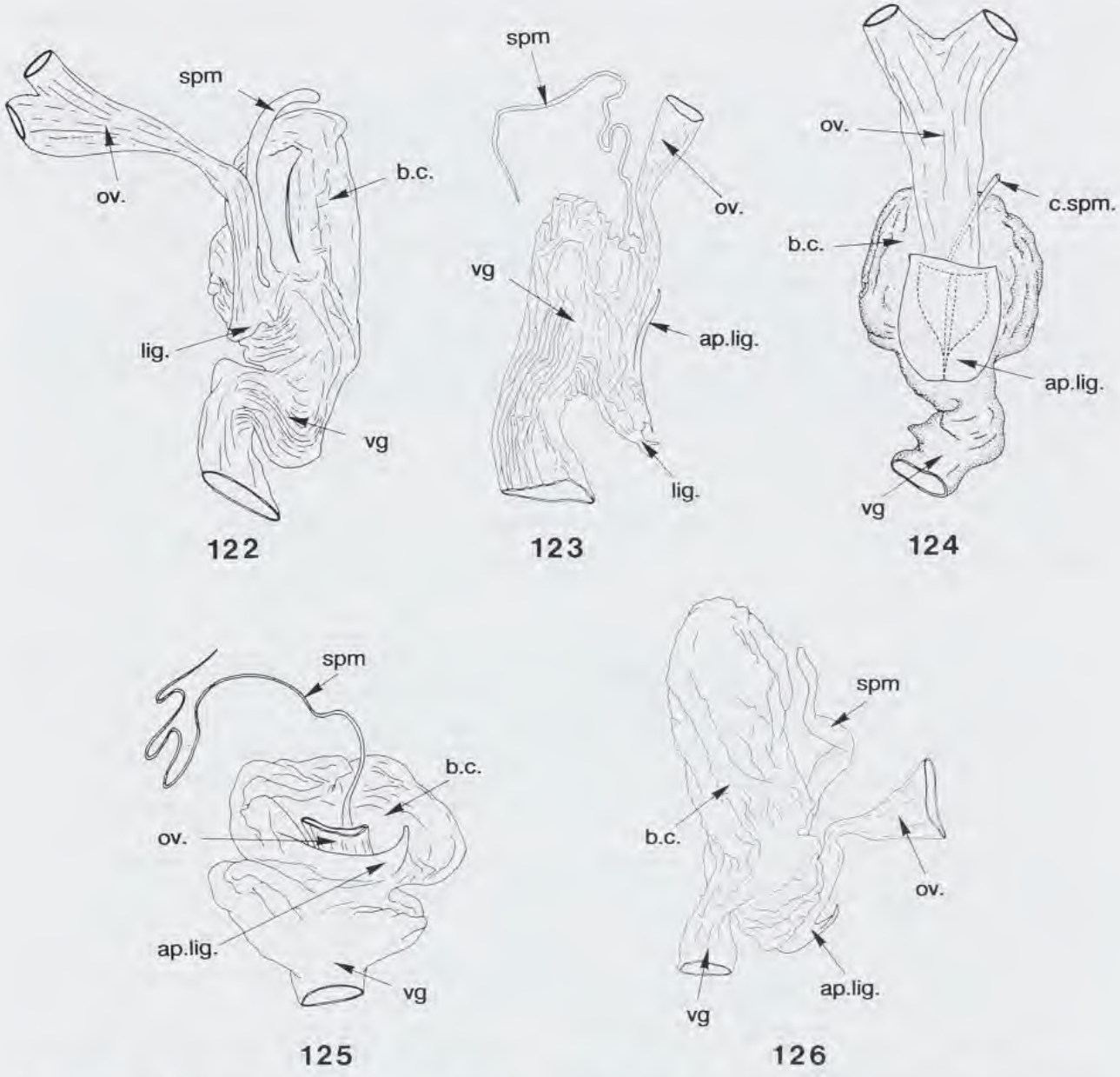


FIG. 122-126. — Genitalia femelles des Carabidae *(female genitalia of Carabidae)*. — **122** : *Carabomorphus alluaudi* Jeannel. — **123** : *Ceroglossus darwini* Hope. — **124** : *Carabus auronitens* F. — **125** : *Pamborus alternans* Latreille — **126** : *Cychrus italicus* Bonelli.

Nototylidae

Fig. 127

Famille représentée par un unique spécimen récolté au Brésil à la fin du XIX[e] siècle, jamais repris depuis. Parmi les caractères abdominaux, le tergite IX en fin arceau transversal, les latérotergites VIII séparés l'un de l'autre, et les gonopodes IX monomères, rapprochent cette famille des Paussidae. L'absence de chambres d'explosion, mais surtout le tergite VIII de type harpalidien lié aux glandes pygidiales, les en éloignent au contraire. Les voies génitales ectodermiques ne renseignent

Source : MNHN, Paris

pas sur les affinités de cette famille et les autres caractères de l'exosquelette imaginal contribuent pour nombre d'entre eux à isoler *Nototylus fryi* au sein des lignées les plus primitives d'Adéphages terrestres.

Nototylus fryi (Schaum) (fig. 127)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VIII à marge postérieure arrondie, nullement plus allongé que les précédents, très partiellement télescopé dans le segment VII (d'un quart de sa longueur), la marge antérieure avec deux apophyses assez longues, en languettes renforcées par une carinule sclérifiée. Tergite IX réduit en longueur mais large, sous la forme d'un fin arceau transversal, comme chez les Paussidae, mais sans chambres d'explosion attenantes. Face ventrale sans particularités notables, à triangle intermétacoxal du ventrite II réduit, à ventrites III et IV fusionnés, à ventrite VII dilaté en arrière, portant le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII un peu écartés l'un de l'autre, séparés par une large membrane connective distincte, chacun arrondi en arrière et avec une forte apophyse antérieure subrectangulaire, deux fois plus longue que large.

Latérotergites IX réduits, à marge postérieure arrondie, à région costale fortement sclérifiée.

Gonopodes IX rudimentaires, monomères, sans organe plurisétulé apparent.

Pas de gonopodes VIII.

Voies génitales. Vagin sous la forme d'une poche génitale peu différenciée, largement ouverte entre les gonopodes IX. « Spermathèque » en conduit tubulaire unispiralé, progressivement aminci de la base vers l'apex, bifurqué à son sommet. Oviducte commun ventral, sans ligula basalis. Pas de formations glandulaires visibles.

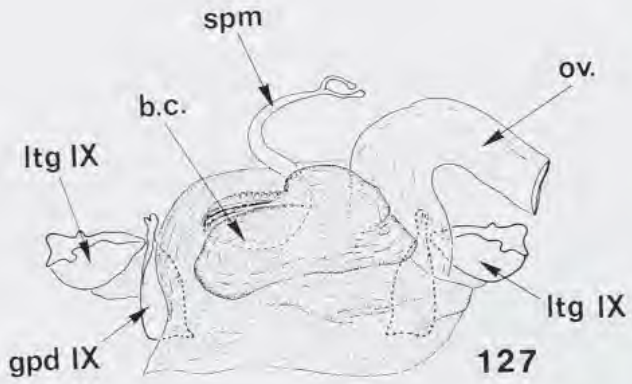


FIG. 127. — Genitalia femelles de *(female genitalia of) Nototylus fryi* (Schaum) (Nototylidae).

Paussidae

Fig. 4-6, 31-34, 36-37, 53-54, 59, 62-74, 128-145

Il ne fait aucun doute que cette famille est monophylétique. La présence de chambres d'explosion non pédonculées à la base des glandes pygidiales (fig. 20, 26, 27, 28, 47, 48, 136) et de « rampes de Coanda » sur la marge de l'élytre (*Metrius contractus* Eschscholtz excepté), sont les deux plus importantes caractéristiques des Paussidae.

L'abdomen est de type nébridien, avec le médiotergite VIII fortement différencié et sclérifié. Les latérotergites VIII ne sont jamais soudés mais indépendants (fig. 53, 132) et parfois même écartés (fig. 54, 133). Les gonopodes IX sont toujours monomères, le gonocoxite fusionné au gonosubcoxite, sans trace de suture. Parfois, les coxostyles sont soudés l'un à l'autre, en arrière de l'orifice génital (fig. 47, 54, 63). Les gonopodes VIII sont parfois absents (fig. 47, 54, 62, 63, 64), parfois développés en barrettes sclérifiées situées sous le gonopore, contre les bases des coxostyles (fig. 48). Ils prennent toujours un grand développement chez les Paussinae et participent alors à la formation d'un ovipositeur. Chez *Eneapaussus* (fig. 32, 33), les gonopodes VIII sous-tendent la paroi dorsale d'une chambre sous-génitale caractéristique et présentent une morphologie similaire à celle qui a été décrite chez certains Névroptéroïdes (MICKOLEIT, 1973).

Source : MNHN, Paris

Les voies génitales ectodermiques montrent dans la plupart des lignées le même type morphologique, qu'il est permis de considérer comme le plan de base pour la famille (fig. 36, 62, 128, 132, 140, 141). L'oviducte est ventral, avec une nette ligula basalis (cf. fig. 128), et est séparé d'une spermathèque digitiforme, lisse, par une grande apophyse vaginale lamelliforme, qui est un repli tégumentaire sclérifié. Il existe dorsalement, ou à l'extrémité apicale du vagin, une glande accessoire avec une vésicule sécrétoire, tapissée de canalicules cellulaires, et un canal efférent qui présente le plus souvent un renflement ampulliforme, parfois très développé.

Chez les Paussinae, la glande accessoire est absente et la spermathèque davantage différenciée (fig. 143, 144).

Chez certains Ozaeninae, l'apophyse vaginale (fig. 54, 136), ou la glande accessoire (fig. 64, 135, 139, 142, 145), peuvent également être absentes et la spermathèque s'écarte parfois de sa forme plésiomorphe (fig. 133, 135, 136, 137, 138, 142, 145).

L'espèce *Metrius contractus*, de la région Néarctique, est très proche morphologiquement du genre australien *Mystropomus* et montre par l'ensemble de ses caractères qu'elle appartient incontestablement à la famille des Paussidae, et cela malgré l'absence des « rampes de Coanda » sur la marge latéro-postérieure des élytres. En particulier, les caractéristiques des genitalia femelles sont identiques à celles du plan de base de la famille (apophyse vaginale, spermathèque, glande accessoire sont remarquablement plésiomorphes), mais inversés, comme en conséquence d'une rotation de 180° : l'oviducte est dorsal et la glande accessoire plus ventrale que la spermathèque et que l'apophyse vaginale. Ce type de genitalia peut être qualifié de *catopique* par analogie avec l'inversion de l'édéage.

Chez certains Ozaeninae Eustrini ont été décrits des genitalia orthotopiques à métamérie primaire apparente (Deuve, 1987a, 1987b).

Espèces étudiées : *Afrozaena bimaculata* (Kolbe), *A. guineensis* Alluaud, *A. lutea* (Hope), *Anapaussus cervinus* (Kraatz), *Arthropterus brevicollis* Mc Leay, *Cerapterus latipes* (Swederus), *Dhanya bioculata* Andrewes, *Eneapaussus howa* (Dohrn), *Entomoantyx cyanipennis* (Chaudoir), *Eustra japonica* Bates, *E. lebretoni* Deuve, *E. troglophila* Deuve, *Itamus castaneus* Schmidt-Goebel, *I. dentatus* Andrewes, *Metrius contractus* Eschscholtz, *Microzaena chrysomeloides* Basilewsky, *M. laevis* Alluaud, *M. laticollis* Jeannel, *M. madecassa* Fairmaire, *Mystropomus subcostatus* Chaudoir, *Ozaena brevicornis* Bates, *O. dentipes* Olivier, *O. lemoulti* Bänninger, *Ozaenaphaenops deharvengi* Deuve, *O. leclerci* Deuve, *Pachyteles arechavaletae* Chaudoir, *P. granulatus* (Dejean), *P. minusculus* Chaudoir, *P. politus* (Reiche), *P. tuberculifera* Chaudoir, *P. undulatus* Bates, *P. spp. nominandae*, *Paussus scyphus* Raffray, *Physea setosa* Chaudoir, *P. testudinea* (Klug), *P. tomentosa* Chaudoir, *Platyrhopalus denticornis* (Donovan), *Pleuropterus alternans* Westwood, *P. dohrni* (Westwood), *Protopaussus walkeri* Waterhouse, *Pseudopicrus fouqueti* Maindron, *Pseudozaena obscura* (Chaudoir), *P. orientalis* (Klug), *Scythropasus nicaraguensis* Bates, *S. rogeri* (Dejean), *Sphaerostylus brevipennis* Jeannel, *S. ditomoides* (Brullé), *S. goryi* (Castelnau), *S. longipennis* Chaudoir, *S. punctatostriatus* Chaudoir.

Metrius contractus Eschscholtz (fig. 37)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII cependant à peine plus sclérifié que les précédents et faiblement pubescent. Tergite VIII allongé, différencié en pygidium à extrémité postérieure arrondie et fermant dorsalement l'extrémité abdominale. Tergite IX très transverse mais sclérifié, sa marge postérieure arrondie en demi-cercle. Face ventrale sans particularités, la plus grande largeur au niveau des ventrites III et IV qui sont soudés, la ligne de suture peu visible. Ventrite VII dilaté en arrière, portant le postabdomen de l'insecte.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence au niveau du segment IX.

Latérotergites VIII contigus mais non jointifs, séparés par une zone membraneuse étroite. Bord postérieur de chaque latérotergite arrondi. Chacun prolongé en avant, sur le bord externe de sa marge antérieure, par une apophyse aussi large que longue, unilobée.

Latérotergites IX membraneux à l'exception des antecostae, coudées à angle aigu. Chambres d'explosion des glandes pygidiales contre le tergite IX.

Gonopodes IX monomères, gonosubcoxite et gonocoxite fusionnés, sans trace de suture. Un organe bisétulé subapical.

Pas trace de gonopodes VIII. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales remarquables par leur inversion : l'oviducte est dorsal, et la glande au contraire ventrale. La configuration des genitalia internes étant par ailleurs celle qui, de toute évidence, correspond au plan de base des Paussidae, il est aisé de constater qu'il s'agit bien d'un renversement de 180° (catopie), sans qu'il y ait toutefois trace d'une quelconque rotation.

Vagin membraneux avec d'épais replis, large à sa base puis rétréci vers l'avant et terminé à son sommet par l'emplace-

Source : MNHN, Paris

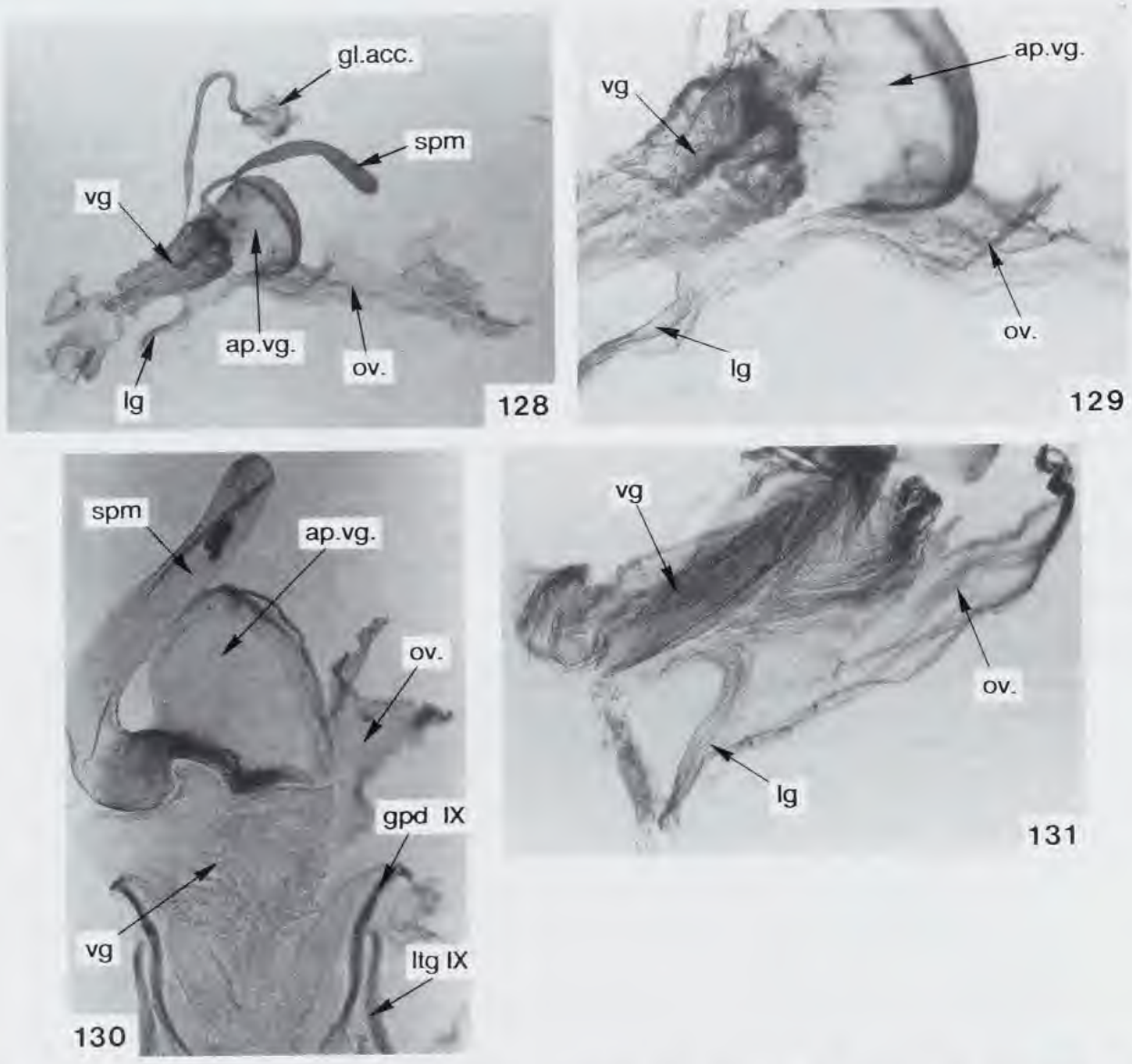


FIG. 128-131. — Genitalia femelles des Paussidae *(female genitalia of Paussidae)*. — **128** : *Pachyteles* sp. — **129** : *Idem*, davantage grossi *(higher magnification)*. — **130** : *Pachyteles minuscula* Chaudoir. — **131** : *Pachyteles* sp.

ment d'un sclérite semicirculaire lamelliforme, perpendiculaire au plan du tégument vaginal. Spermathèque en long tube digitiforme, plus étroite à sa base au niveau du conduit, et insérée contre la base de l'apophyse sclérifiée, sur la face ventrale. Non loin, sur la face ventrale du vagin débouche le fin canal efférent de la glande accessoire. Celle-ci avec une volumineuse vésicule sécrétoire piriforme, à apex effilé. Canal efférent dilaté en son milieu en un réservoir ampulliforme bien distinct.

Mystropomus subcostatus Chaudoir (fig. 36, 132)

Abdomen de type nébridien, le tergite VII indifférencié, semblable aux précédents, le tergite VIII différencié en « pygidium » qui ferme dorsalement l'extrémité abdominale. Le tergite IX très réduit car les chambres d'explosion des glandes de défense sont rapprochées en positions paramédianes. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, le gonopore secondaire situé en apprence entre les coxostyles.

Latérotergites VIII jointifs mais non soudés, indépendants l'un de l'autre, chacun séparément arrondi en arrière.

Latérotergites IX courts, sclérifiés principalement dans la région costale.

Gonopodes IX monomères. Pas de gonopodes VIII, ni de ventrites X visibles.

Voies génitales. — Oviducte ventral. Apophyse vaginale présente à l'extrémité antérieure du vagin, à proximité de la

Source : MNHN, Paris

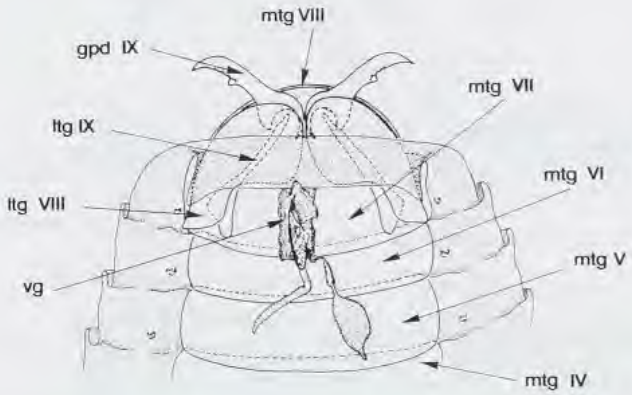


FIG. 132. — Extrémité abdominale de la femelle de *Mystropomus subcostatus* Chaudoir (Paussidae). Vue ventrale après ablation des ventrites du préabdomen. Les latérotergites VIII sont jointifs mais non fusionnés.

FIG 132. — Apex of female abdomen of Mystropomus subcostatus *Chaudoir (Paussidae). Ventral view after removal of the ventrites of the preabdomen. Laterotergites VIII are joined but not fused.*

spermathèque. Une glande accessoire avec une volumineuse vésicule sécrétoire, piriforme, et une ampulla réduite mais distincte.

Pseudozaena obscura (Chaudoir) (fig. 145)

Abdomen de type nébridien, à tergite VII indifférencié, de même longueur que les précédents, mais toutefois à peine plus sclérifié. Tergite VIII fortement sclérifié, arrondi en arrière, « fermant » dorsalement l'extrémité abdominale. Tergite IX extrêmement court, sous la forme d'une baguette transversale reliant les chambres d'explosion latérales. Face ventrale sans particularités.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en apparence entre les urites VIII et IX.

Latérotergites VIII non jointifs, écartés l'un de l'autre. Pas d'apophyse antérieure.

Latérotergites IX peu sclérifiés à l'exception de la région costale.

Gonopodes IX monomères. Gonosubcoxite et gonocoxite fusionnés, avec un organe sétulé subapical. Les deux gonopodes soudés dorsalement à leur base.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral, très long, sans ligula basalis. Vagin formant bourse copulatrice, sans apophyse vaginale. Pas de glande accessoire. Spermathèque vermiforme, à conduit très allongé, tubulaire.

Afrozaena lutea (Hope) (fig. 47, 63, 141)

Mêmes caractères que *Pseudozaena obscura*. Gonopodes IX également soudés dorsalement. Gonopore secondaire situé en apparence entre les urites VIII et IX. *Voies génitales* avec oviducte ventral, de dimensions normales, mais sans ligula basalis. Apophyse vaginale développée. Conduit de la spermathèque court. Une glande accessoire présente, avec vésicule sécrétoire petite et ampulla du canal efférent bien développée.

Face ventrale de l'abdomen sans particularité, les ventrites III et IV fusionnés, la ligne de suture à peine perceptible.

Afrozaena guineensis Alluaud

Comme *Afrozaena lutea*, mais gonopodes IX plus courts, chacun presque aussi large que long. Conduits génitaux avec les mêmes caractéristiques principales.

Sphaerostylus punctatostriatus Chaudoir (fig. 54, 138)

Abdomen et *terminalia* comme *Pseudozaena*. Gonopodes IX soudés l'un à l'autre dorsalement par rapport à l'orifice génital. Pas de trace de gonopodes VIII.

Voies génitales typiques des Paussidae, mais remarquables par les longueurs démesurées de l'oviducte commun et de la spermathèque. Apophyse vaginale développée entre l'oviducte et la spermathèque. Glande accessoire avec une ampulla plus volumineuse que la vésicule sécrétoire. Spermathèque en un long et fin canalicule filamenteux.

Itamus castaneus Schmidt-Goebel

Mêmes caractères qu'*Afrozaena lutea*, mais la vésicule sécrétoire de la glande accessoire plus grande, plus volumineuse, que l'ampulla du canal efférent.

Itamus dentatus Andrewes (fig. 140)

Abdomen comme les espèces précédentes. Les gonopodes IX monomères, fusionnés l'un à l'autre à l'arrière du gonopore secondaire, donnant l'apparence que celui-ci est situé en avant du segment IX. Pas de gonopodes VIII.

Voies génitales « typiques » de la famille, plésiomorphes, caractérisés tout au plus par une hypertrophie de l'oviducte commun. Ligula basalis présente. Spermathèque digitiforme débouchant à la base de l'apophyse vaginale. Glande accessoire avec une dilatation ampullaire modérée et un réservoir sécrétoire réduit.

Ozaena lemoulti Bänninger (fig. 139)

Abdomen de type nébridien, comme *Afrozaena*.

Terminalia. Genitalia épitopiques, mais atypiques. Latérotergites VIII écartés, de sorte que le gonopore secondaire semble situé juste en arrière du ventrite VII.

Latérotergites IX courts et glabres. Gonopodes IX monomères. Gonosubcoxite totalement fusionné avec le gonocoxite, sans trace de suture. Ensemble du gonopode en baguette relativement allongée, aussi large à l'apex qu'à la base, avec quelques très courtes soies près de l'extrémité apicale. Gonopodes IX nullement soudés entre eux.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral avec une courte ligula basalis. Apophyse vaginale développée. Spermathèque assez

Source : MNHN, Paris

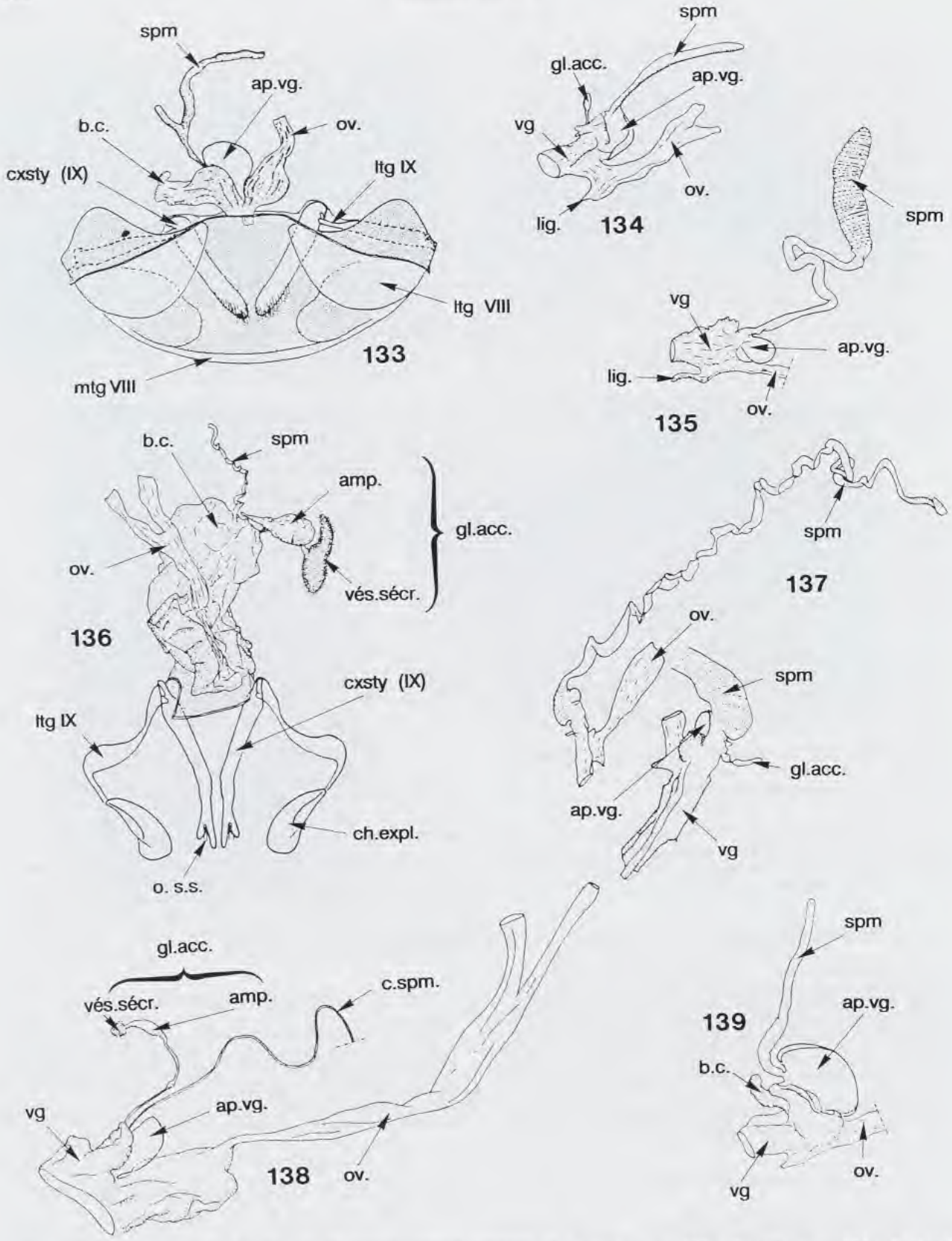


FIG. 133-139. — Genitalia femelles des Paussidae *(female genitalia of Paussidae)*. — **133** : *Ozaena* sp. — **134** : *Pachyteles tuberculifera* Chaudoir. — **135** : *Sphaerostylus punctatostriatus* Chaudoir. — **136** : *Pachyteles* sp. — **137** : *Physea tomentosa* Chaudoir. — **138** : *Pachyteles* sp. — **139** : *Ozaena lemoulti* Bänninger.

Source : MNHN, Paris

longue, vermiforme. Pas de glande accessoire, mais extrémité apicale du vagin différenciée en un lobe caractéristique situé non loin de la spermathèque.

Ozaena brevicornis Bates

Comme *Ozaena lemoulti*, mais des soies plus longues à l'extrémité des gonopodes IX. Extrémité lobulaire du vagin plus allongée. Apophyse vaginale moins développée. Spermathèque avec un diverticule situé au tiers basal.

Scythropasus rogeri (Dejean)

Abdomen comme les espèces précédentes.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence entre les coxostyles IX. Latérotergites IX peu sclérifiés à l'exception de la région costale, par ailleurs longuement étirée vers l'avant jusqu'à la base des gonopodes.

Gonopodes IX monomères, très allongés, la moitié apicale avec de nombreuses soies courtes.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral, avec une nette ligula basalis. Apophyse vaginale présente. Spermathèque vermiforme, non pas droite mais irrégulièrement contournée. Pas de glande accessoire.

Pachyteles *spec. nominanda* (fig. 136)

Abdomen et *terminalia* avec les mêmes caractères généraux que ceux des espèces précédentes. Gonopodes IX monomères, allongés et bidigités à l'apex; pas de trace de gonopodes VIII.

Voies génitales très particulières, sans apophyse vaginale. Vagin dilaté en une volumineuse poche membraneuse formant bourse copulatrice dans laquelle débouche ventralement l'oviducte. Celui-ci accolé au vagin, sans *ligula basalis* visible. Spermathèque réduite, sous forme d'un fin canal torsadé. Glande accessoire développée, avec une large ampulla et une volumineuse vésicule sécrétoire.

Pachyteles undulatus Bates (fig. 64)

Abdomen comme les espèces précédentes. Gonopodes IX monomères, en longues baguettes étroites avec l'organe sétulé en position apicale. Pas de gonopodes VIII. Latérotergites VIII écartés l'un de l'autre.

Voies génitales remarquables surtout par le fait que le gonopore s'ouvre entre les latérotergites VIII, c'est-à-dire en position proche de l'orthotopie initiale. Mais l'oviducte commun débouche dans le vagin, la *ligula basalis* est distincte, et vagin, apophyse vaginale et spermathèque sont typiques de ce qui paraît être le plan de base de la famille.

Pachyteles tuberculifera Chaudoir (fig. 134)

Abdomen comme les espèces précédentes. Gonopodes IX monomères, étirés en cylindre à extrémité faiblement dilatée, l'organe bisétulé en situation apicale. Gonopodes VIII rudimentaires mais visibles, lamelliformes.

Voies génitales avec une très nette ligula basalis et une hypertrophie de la spermathèque et de son conduit.

Physea tomentosa Chaudoir (fig. 137)

Abdomen de type nébridien, comme les espèces précédentes.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence entre les gonopodes IX. Latérotergites IX réduits à la seule région costale. Gonopodes IX monomères, différenciés en longs stylets d'oviposition, à extrémité apicale acuminée. Un organe bisétulé subapical présent au sommet. Gonopodes VIII étroits et allongés, accolés aux gonopodes IX.

Voies génitales très différenciées. Oviducte ventral, très long, avec une ligula basalis réduite mais distincte. Apophyse vaginale présente mais vestigiale. Spermathèque hypertrophiée, sous la forme d'un réservoir extrêmement long, à base bulbeuse. Glande accessoire visible, mais petite.

Paussus scyphus Raffray (fig. 144)

Mêmes caractères généraux de l'abdomen et des terminalia que les espèces précédentes, cependant il existe une chambre ventrale sous-génitale dont la paroi dorsale est marquée par la présence des gonopodes VIII. Ceux-ci sous la forme d'une longue tige sclérifiée étroite. Des glandes particulières au fond de la chambre sous-génitale.

Gonopodes IX monomères. Gonosubcoxite et gonocoxite fusionnés, mais peu différenciés. Gonocoxite sous forme d'un onglet falciforme, avec un organe sétulé subapical.

Voies génitales avec oviducte ventral etassez longue spermathèque vermiforme. Pas de glande accessoire.

Eneapaussus howa (Dohrn) (fig. 5-6, 31-34)

Abdomen de type nébridien avec renforcement de la sclérification du tergite VIII qui ferme dorsalement l'extrémité abdominale. Tergite VII un peu plus allongé que les précédents. Triangle intermétacoxal du ventrite II petit. Ventrites III et IV soudés, partiellement fusionnés dans leur zone médiane. Ventrites IV à VII munis de deux soies symétriques insérées de part et d'autre de la ligne médiane.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore situé en apparence sur le segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII à extrémité postérieure arrondie, séparés l'un de l'autre par une membrane connective.

Latérotergites IX membraneux à l'exception de la zone costale.

Gonopodes IX monomères. Gonocoxite et gonosubcoxite fusionnés en une longue pièce régulièrement amincie d'avant en arrière. Organe bisétulé petit, mais présent en position subapicale.

Gonopodes VIII développés en étroites baguettes fusionnées l'une à l'autre et situées entre les gonopodes IX, plus ventrales que l'orifice génital.

Voies génitales avec une spermathèque au conduit allongé. Apophyse vaginale, présente mais membraneuse, apparaissant clairement comme un repli tégumentaire du vagin.

Arthropterus brevicollis MacLeay (fig. 143)

Abdomen de type nébridien, comme les espèces précédentes. Gonopodes IX monomères. Gonocoxite et gonosubcoxite fusionnés en une pièce unique, courte et épaisse, triangulaire à extrémité apicale émoussée. Organe plurisétulé subapical visible. Gonopodes VIII développés, en longues baguettes partiellement soudées l'une à l'autre puis fortement divergentes en arrière, formant une « fourche » caractéristique qui soutient la paroi dorsale de la chambre sous-génitale. Celle-ci sans glande sécrétrice apparente.

Voies génitales sans particularité. Spermathèque vermiforme, à paroi annelée.

Source : MNHN, Paris

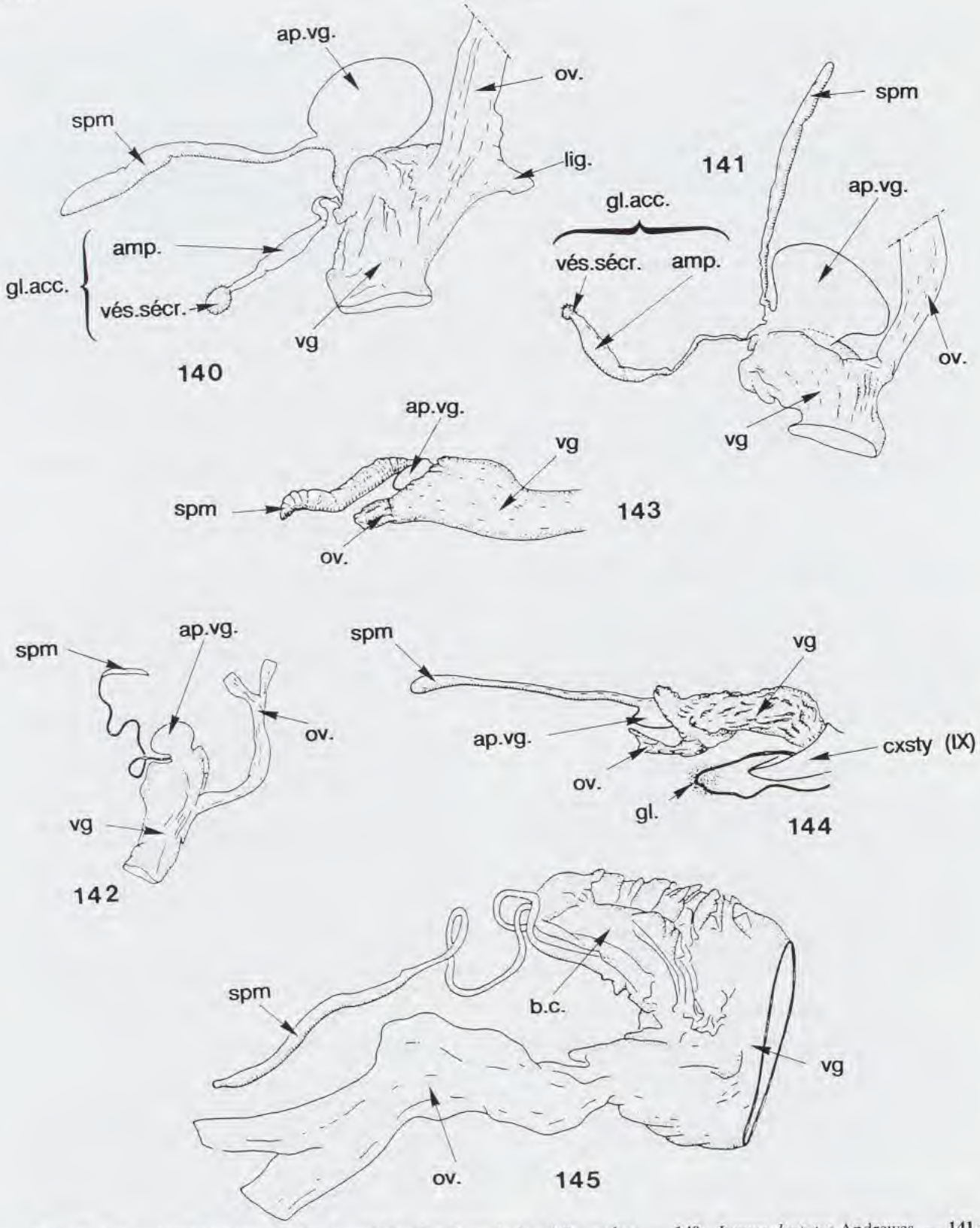


FIG. 140-145. — Genitalia femelles des Paussidae *(female genitalia of Paussidae)*. — **140** : *Itamus dentatus* Andrewes. — **141** : *Afrozaena lutea* (Hope). — **142** : *Microzaena* sp. — **143** : *Arthropterus brevicollis* Mc Leay. — **144** : *Paussus scyphus* Raffray. — **145** : *Pseudozaena obscura* Chaudoir.

Source : MNHN, Paris

Brachinidae

Fig. 77, 146-164

La position systématique de cette famille assurément monophylétique fait l'objet de discussions et la possibilité d'une relation de groupes-frères avec les Paussidae demeure pour le moins hypothétique. Les genitalia femelles, externes et internes, sont morphologiquement très différents et n'apportent pas d'arguments pour admettre des affinités entre les deux familles. Chez les Brachinidae et chez les Paussidae ont été observés cependant des genitalia orthotopiques.

L'abdomen n'est pas de type nébridien et se rapprocherait plutôt du type harpalidien. Les très faibles lobes apophysaire du médiotergite VIII ne sont toutefois nullement carénés.

Les gonopodes IX sont toujours dimères, plus plésiomorphes à cet égard que ceux des Paussidae. Les gonopodes VIII sont toujours absents.

Les voies génitales ectodermiques ne présentent ni apophyse vaginale ni glande accessoire, mais une glande annexe qui se déverse dans la capsule de la spermathèque. Dans les genres *Aptinomimus* (fig. 147, 152), *Aploa* (fig. 146, 164), *Metabrachinus* (fig. 158), *Brachinus* (fig. 156), la paroi de la spermathèque est transversalement plissée et le conduit possède à sa base un diverticule nommé « *diverticulus ductus* » au point d'insertion sur le vagin, près de l'oviducte. L'ensemble des genres proches du genre *Brachinus* L. est certainement monophylétique et pourra être défini par ces caractères.

D'autres traits particuliers aux Brachinidae sont la formation fréquente d'une peribursa, qui repousse vers l'intérieur de la cavité générale l'orifice génital, et la persistance du ventrite X (coxosternite X et latérotergites), constituant une plaque sous-anale tripartite en arrière des gonopodes IX (fig. 55, 146, 156). Ce ventrite X est souvent prolongé en avant par un *spiculum genitale*, tigette sclérifiée impaire qui n'existe pas chez les autres familles de Coléoptères. MACHADO (comm. pers.) a observé chez *Nesarpalus sanctaecrucis* Wollaston (Harpalidae) une formation similaire, par sa forme et son emplacement, qui doit être interprétée également comme un *spiculum genitale*.

Espèces étudiées : *Aploa ornata* (Fairmaire), *Aptinomimus microrrhabdus* (Alluaud), *Aptinus alpinus* Dejean et Boisduval, *A. bombardus* (Illiger), *A. displosor* Dufour, *Brachinus apicalis* Erichson, *B. crepitans* (L.), *B. quadrimaculatus* Dejean, *B. tetrastigma* Fairmaire, *Crepidogaster bimaculata* Boheman, *C. insularis* Deuve et Mateu, *C. peyrierasi* Deuve et Mateu, *C. protuberata* Basilewsky, *Mastax thermarum* (Stevens), *Metabrachinus fasciaticollis* (Fairmaire), *Pheropsophus fastigiatus* (L.), *P. goudoti* Dejean, *Styphlomerus impressifrons* (Fairmaire), *S. quadrimaculatus* (Fairmaire).

Brachinus tetrastigma Fairmaire (fig. 156)

Abdomen de type brachinidien. Tergite VIII invaginé sous le VII, mais sans apophyses antérieures. Tergites VI et VII eux-mêmes faiblement télescopés dans le précédent. Tergite IX indistinct, seuls s'observent dorsalement les deux conduits sclérifiés pour l'écacuation des chambres d'explosion des glandes pygidiales. Face ventrale pubescente mais sans particularités. Ventrites III et IV fusionnés, sans ligne de suture visible ou tout au plus quelques traces latérales. Ventrite VII pas plus allongé que les précédents.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en arrière du segment VIII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII contigus, formant un arceau abdominal transverse, chacun avec une apophyse antérieure subcarrée peu sclérifiée.

Latérotergites IX ventraux, à marge postérieure arrondie et large apophyse antérieure.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite convexe, lisse, arrondi, à peine peine plus long que large. Gonocoxite en onglet recourbé étroit, à marges parallèles. Pas d'organe bisétulé subapical développé.

Pas de gonopodes VIII.

Ventrite X très développé, bien sclérifié et manifestement trilobé. Les lobes externes sont dans l'exacte continuité des latérotergites IX et sont pour cette raison interprétés comme des latérotergites X. Le lobe interne, plus large, est interprété par sa position comme le coxosternite X. Pas de *spiculum genitale* distinct.

Voies génitales. Oviducte commun situé à l'extrémité antérieure du vagin. *Peribursa* peu développée. Spermathèque située à la base de l'oviducte, avec un *diverticulus ductus* et un réservoir transversalement ridé et surmonté d'une glande annexe assez petite. Vagin recourbé en « S ».

Source : MNHN, Paris

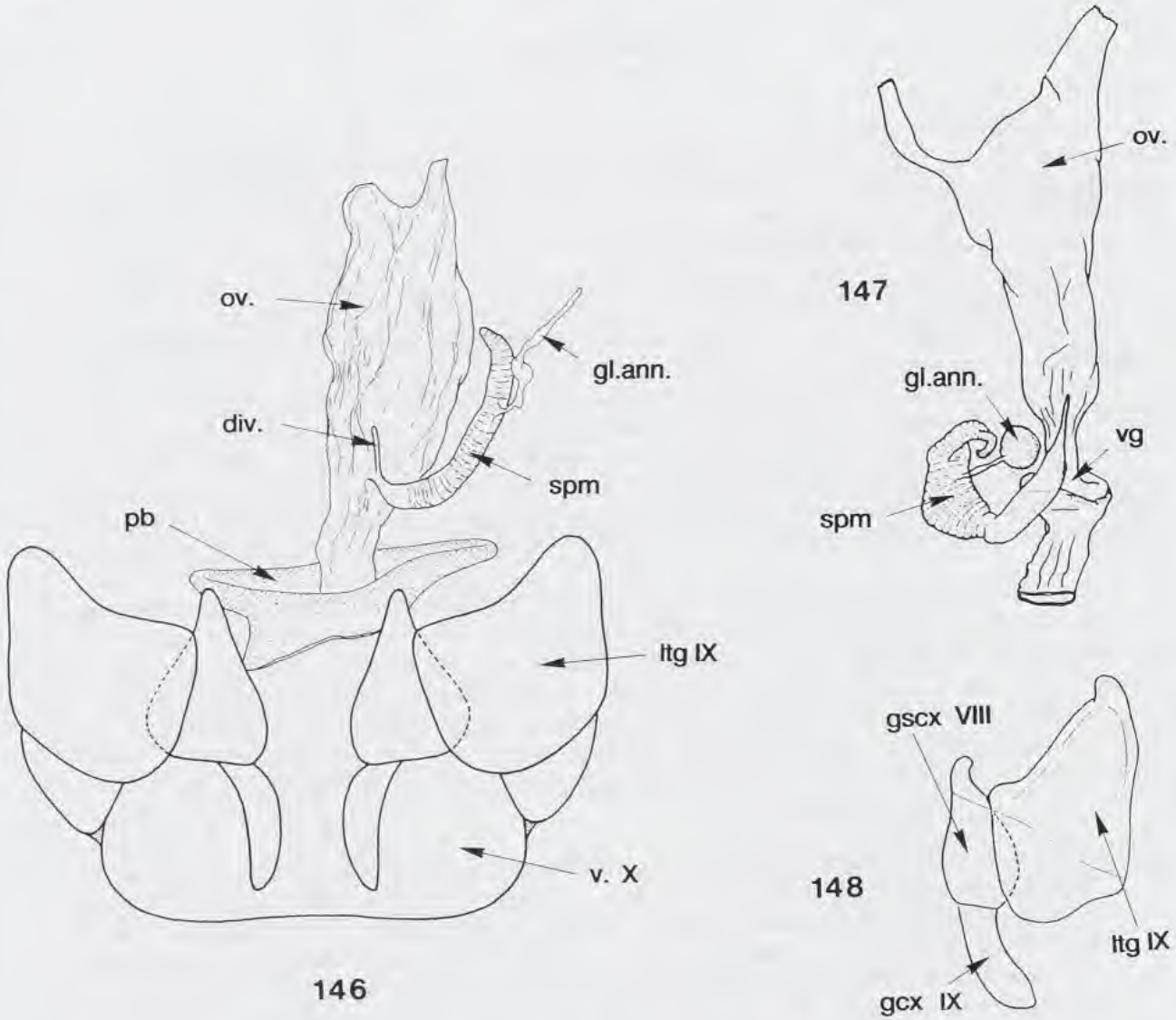


FIG. 146-148. — Genitalia femelles des Brachinidae *(female genitalia of Brachinidae)*. — **146** : *Aploa ornata* (Fairmaire). — **147** : *Aptinomimus microrrhabdus* (Alluaud). — **148** : *Idem*, gonopode et latérotergite IX *(gonopods and laterotergites IX)*.

Brachinus crepitans (L.)

Abdomen de type brachinidien. Tergite VIII invaginé de moitié sous le VII. Tergites VI et VII un peu allongés et plus fortement sclérifiés. Tergite IX absent, les canaux évacuateurs des glandes pygidiales contigus médio-dorsalement. Face ventrale pubescente. Ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture peu perceptible, visible cependant sur les côtés. Ventrite VII pas plus allongé que les précédents.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en arrière du ventrite VIII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII bien sclérifiés, contigus mais séparés par une ligne médiane membraneuse. Chacun prolongé en avant par un large et court lobe apophysaire.

Latérotergites IX à marge postérieure arrondie et apophyse antérieure en large lobe.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite lisse et convexe, nettement plus long que large. Gonocoxite en onglet étroit à bords parallèles. Pas d'organe bisétulé visible.

Pas de gonopodes VIII.

Ventrite X trilobé mais très peu sclérifié, prolongé en avant en un repli membraneux qui forme une *peribursa* caractéristique sur la face dorsale de la base du vagin.

Voies génitales. Vagin assez long et étroit, membraneux inerme, avec une trace de *peribursa* seulement sur la face dorsale. Oviducte dans le prolongement du vagin. Spermathèque insérée au sommet du vagin, sous l'apect d'un assez long diverticule vermiforme, lisse, avec une glande annexe insérée au tiers basal. Pas de *diverticulus ductus* à la base de la spermathèque. Canal efférent de la glande long et fin.

Source : MNHN, Paris

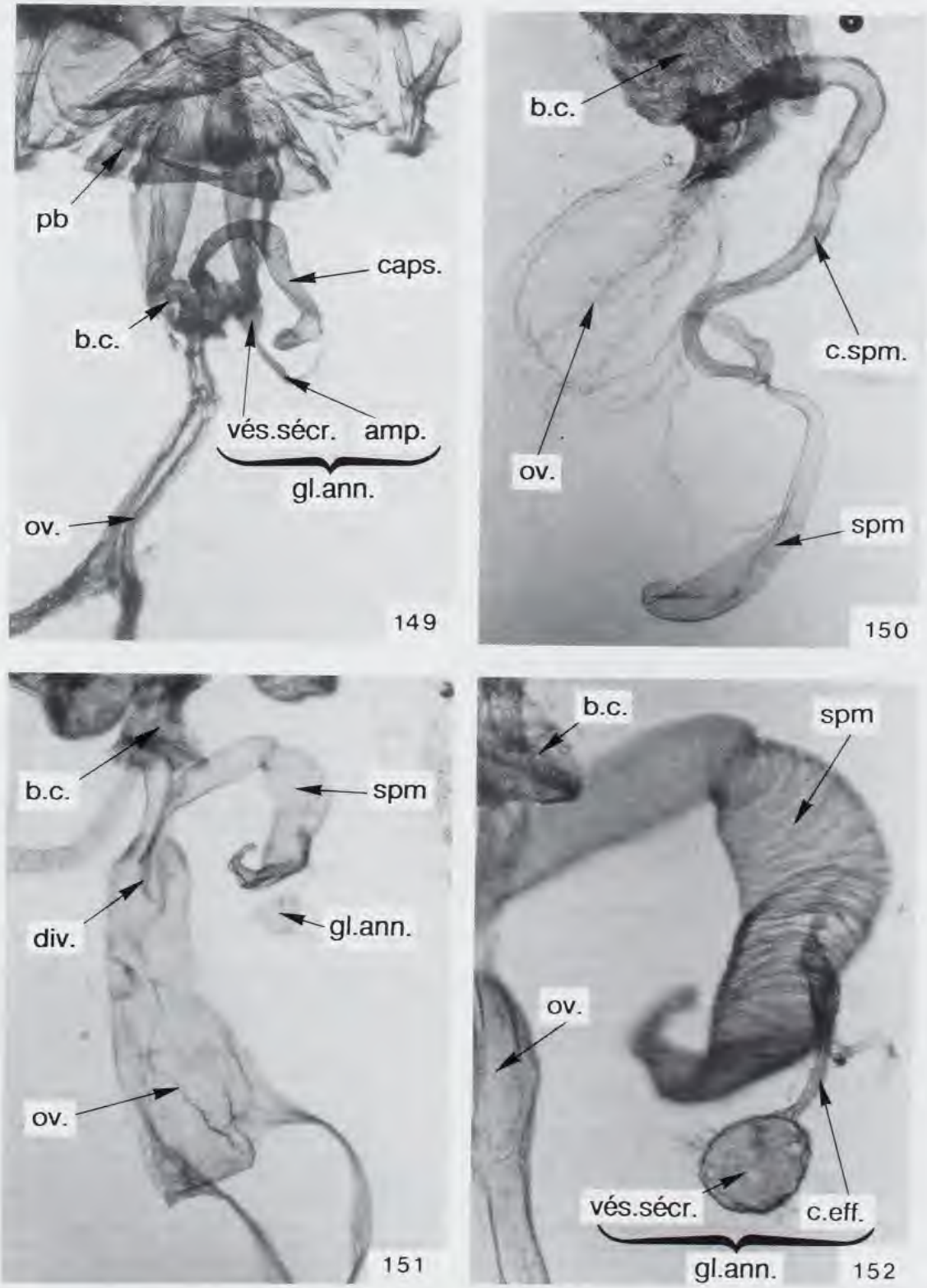


FIG. 149-152. — Genitalia femelles des Brachinidae *(female genitalia of Brachinidae)*. — **149** : *Styphlomerus quadrimaculatus* (Fairmaire). — **150** : *Crepidogaster protuberata* Basilewsky. — **151** : *Aptinomimus microrrhabdus* (Alluaud). — **152** : *Idem*, détail de la spermathèque et de sa glande annexe *(details of the spermatheca with its appended gland)*.

Source : MNHN, Paris

Aploa ornata (Fairmaire) (fig. 146, 163, 164)

Abdomen comme les espèces précédentes. Ligne de suture des ventrites III et IV visible sur toute sa longueur bien que peu distincte.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en arrière de l'urite VIII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII et IX, et gonopodes, comme les espèces précédentes.

Ventrite X distinctement trilobé. Latérotergites X (lobes externes) dans le prolongement des latérotergites IX. Coxosternite X prolongé en avant par un *spiculum genitale* large et peu allongé, qui forme le toit de la *peribursa*.

Voies génitales. *Peribursa* développée, formant une très distincte « corbeille » aux extrémités latérales effilées. Vagin membraneux inerme non replié en « S », l'oviducte commun situé dans son prolongement. Spermathèque insérée à la base de l'oviducte, avec un assez court mais fin *diverticulus ductus*, et un réservoir à parois transversalement plissées, volumineux et allongé, plutôt étroit, avec une glande annexe située au tiers apical.

Aptinomimus microrrhabdus (Alluaud) (fig. 147, 151, 152)

Abdomen de type brachinidien. Le tergite VIII invaginé de moitié sous le VII, sans apophyses distinctes, mais la marge antérieure coudée en « V ». Tergites V, VI et VII fortement sclérifiés, le VII un peu plus long que les précédents. Les ventrites III et IV soudés, mais la ligne de suture effacée médianement. Ventrite VII pas plus allongé que les précédents.

Terminalia. Genitalia épitopiques. Les terminalia comme chez les espèces précédentes, le ventrite X sclérifié et trilobé, le sternite X prolongé en avant en *spiculum genitale*.

Voies génitales. Vagin de petites dimensions, l'oviducte commun au contraire volumineux. *Peribursa* non distinctement développée. Le vagin membraneux inerme, faiblement recourbé en « S », l'oviducte dans son prolongement. La spermathèque insérée à la base de l'oviducte, avec un *diverticulus ductus*. Réservoir à parois transversalement plissées, avec une glande annexe.

Styphlomerus quadrimaculatus (Fairmaire) (fig. 153)

Abdomen de type brachinidien, comme les espèces précédentes. Tergite VIII invaginé de moitié. Tergites VI et VII sclérifiés et faiblement allongés. Face ventrale pubescente, à ventrites III et IV fusionnés, la ligne de suture seulement perceptible sur les côtés. Ventrite VII à peine plus long que le VI, mais sa marge postérieure nullement arrondie en demi-cercle.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert entre les gonopodes, en arrière du ventrite VIII.

Latérotergites VIII soudés, formant un arceau ventral, mais la ligne de suture médiane bien distincte. Chaque latérotergite prolongé en avant par une apophyse bien développée, à peu près aussi longue que large, à sommet arrondi.

Latérotergites IX très caractéristiques, leur marge postérieure différenciée en une palette lobulaire hérissée de moins d'une dizaine de forte soies rigides alignées en éventail. Apophyse antérieure, formée par l'étirement de l'antecosta, très développée, à extrémité quadrangulaire.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite arrondi et lisse, plus long que large. Gonocoxite en onglet recourbé à bords à peu près parallèles. Organe bisétulé très petit.

Pas de gonopodes VIII. Ventrite X non sclérifié en arrière, prolongé en avant en un long et fort *spiculum genitale*.

Voies génitales. Vagin membraneux, entouré à sa base par un ou deux replis qui forment une nette *peribursa*. Oviducte étroit, situé à l'extrémité antérieure du vagin. Spermathèque ventrale, insérée non loin de la base de l'oviducte, sous la forme d'un assez long diverticule vermiforme, à parois lisses, avec une glande annexe au tiers apical. Canal efférent fin et étroit à la base, filiforme, plus épais dans la moitié apicale à proximité de la vésicule sécrétoire.

Styphlomerus impressifrons (Fairmaire) (fig. 155)

Abdomen présentant les mêmes caractéristiques que l'espèce précédente. Tergite VI cependant assez peu sclérifié, le VII bien davantage. Tergite VIII, de moitié invaginé, avec une distincte ligne médiane membraneuse.

Terminalia également comme l'espèce précédente avec en particulier la différenciation très remarquable des latérotergites IX en palettes munies d'une dizaine de soies rigides dressées en éventail.

Ventrite X prolongé en avant en un net *spiculum genitale* sous la forme d'une baguette sclérifiée.

Voies génitales avec le vagin non entouré d'une *peribursa* basale. Oviducte commun plus court. Spermathèque de même type, avec un diverticule vermiforme à parois lisses et une glande annexe à canal efférent fin à la base, plus épais vers le sommet, près de la vésicule sécrétoire. Pas de *diverticulus ductus* basal.

Pheropsophus goudoti Dejean (fig. 161)

Abdomen à tergite VIII allongé mais non invaginé sous le VII, avec cependant deux très larges mais courtes apophyses antérieures. Tergites V, VI et VII sclérifiés, le VII plus allongé que les précédents. Pas de tergite IX visible puisque les canaux évacuateurs des glandes pygidiales sont contigus de part et d'autre de la ligne médiane. Face ventrale non pubescente, à ventrites III et IV fusionnés, la ligne de suture seulement perceptible sur les côtés. Ventrite VII pas plus allongé que les précédents.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en arrière du ventrite VIII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII soudés l'un à l'autre, mais la suture médiane bien visible. Chaque latérotergite prolongé en avant par une très forte apophyse quadrangulaire, aussi longue que large.

Latérotergites IX et gonopodes IX sans particularités. Pas de gonocoxites VIII.

Voies génitales. *Peribursa* très développée, formant une sorte de corbeille basale. Vagin très long et étroit, tubulaire et coudé plusieurs fois, prolongé par l'oviducte commun. Spermathèque lisse, le conduit canaliforme, puis l'extrémité apicale dilatée et bilobée. A la base de ce renflement cordiforme s'insère le fin et long canal efférent de la glande annexe.

Pheropsophus fastigiatus (L.) (fig. 160)

Proche de l'espèce précédente, la *peribursa* également développée, mais le vagin très court. Spermathèque à extrémité renflée cordiforme, avec une glande annexe.

Source : MNHN, Paris

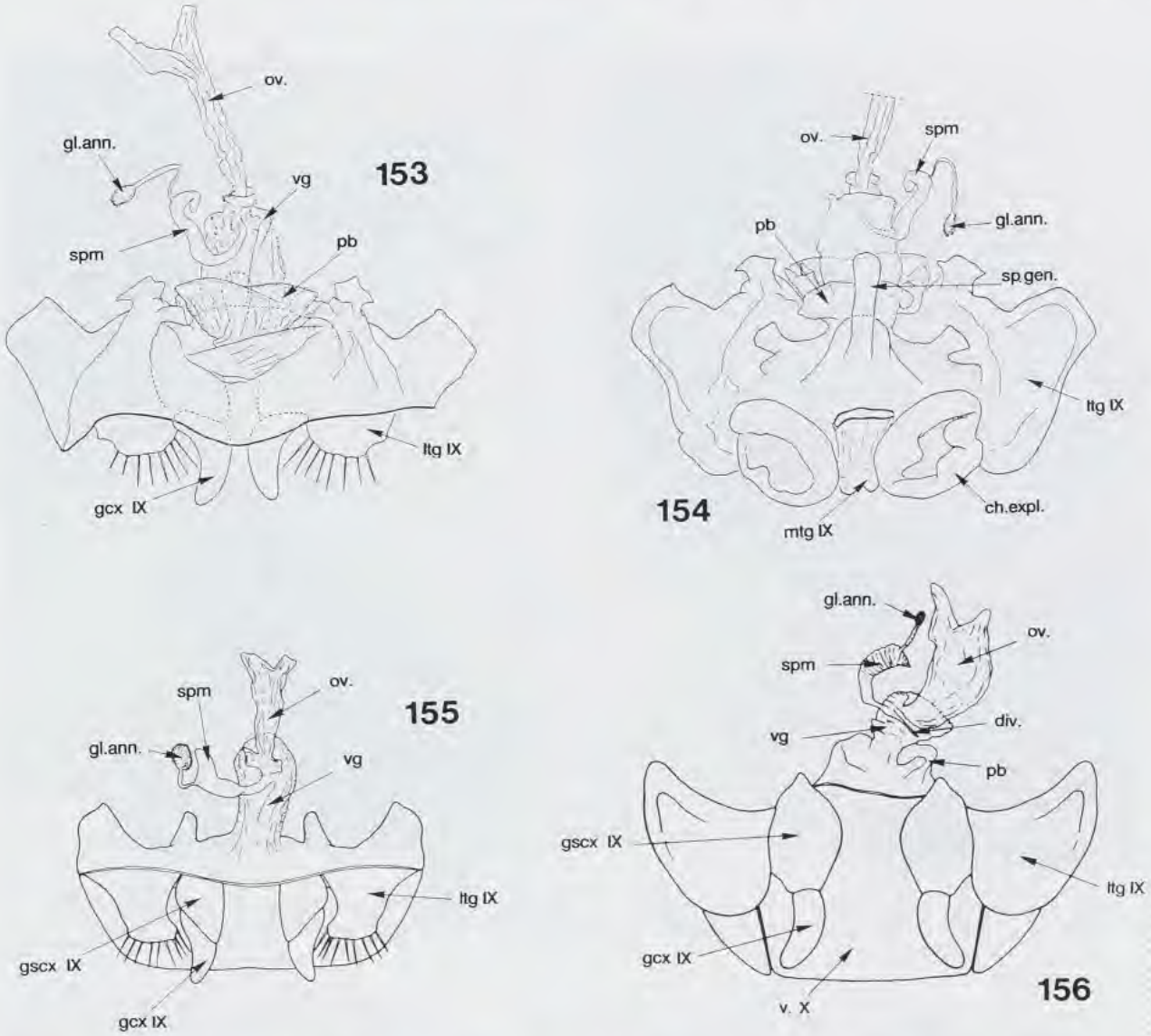


FIG. 153-156. — Genitalia femelles de Brachinidae *(female genitalia of Brachinidae)*. — **153** : *Styphlomerus quadrimaculatus* (Fairmaire), vue ventrale *(ventral view)*. — **154** : *Idem*, vue dorsale *(dorsal view)*. — **155** : *Styphlomerus impressifrons* (Fairmaire). — **156** : *Brachinus tetrastigma* Fairmaire.

Aptinus alpinus Dejean et Boisduval (fig. 157)

Abdomen de type brachinidien, le tergite VIII cependant à peine invaginé sous le VII. Tergites V, VI et VIII plus sclérifiés et un peu plus allongés que les précédents. Tergite IX absent. Canaux évacuateurs des glandes pygidiales contigus de part et d'autre de la ligne médiane. Face ventrale pubescente, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture peu perceptible mais visible, rectiligne. Ventrite VII pas plus allongé que les précédents.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en arrière du ventrite VII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII contigus, séparés médianement par une ligne membraneuse.

Latérotergites IX rappelant ceux de *Styphlomerus*, mais moins différenciés, à marge postérieure bordée par un alignement de soies.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxites IX de petite taille, cependant un peu plus longs que larges. Gonocoxites courts, en onglets subtriangulaires.

Pas de gonopodes VIII.

Ventrite X trilobé mais membraneux, à coxosternum sclérifié en avant et étiré en baguette pour former un *spiculum genitale*.

Source : MNHN, Paris

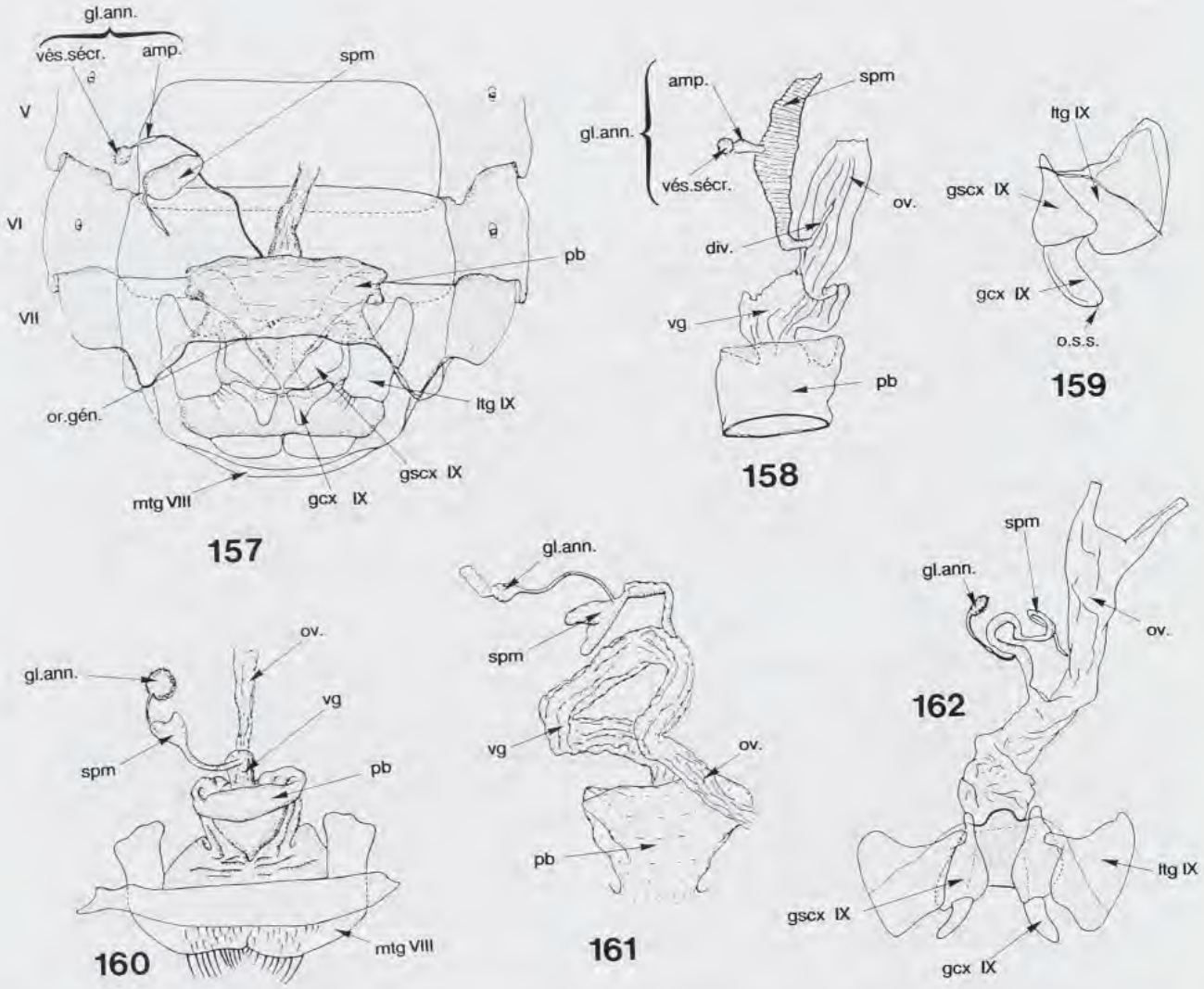


FIG. 157-162. — Genitalia femelles des Brachinidae *(female genitalia of Brachinidae)*. — **157** : *Aptinus alpinus* Dejean et Boisduval. — **158** : *Metabrachinus fasciaticollis* (Fairmaire). — **159** : *Idem*, gonopode et latérotergite IX *(gonopod and laterotergite IX)*. — **160** : *Pheropsophus fastigiatus* (L.) — **161** : *Pheropsophus goudoti* Dejean. — **162** : *Brachinus crepitans* (L.).

Voies génitales remarquables par le très fort développement de la *peribursa*, et au contraire l'aspect rudimentaire du vagin, caché dans le fond de la « corbeille péribursale ». Spermathèque également remarquable, avec un très fin conduit filiforme qui aboutit à une capsule membraneuse vésiculaire, à parois lisses, à la base de laquelle débouche la glande annexe. Celle-ci avec un canal efférent fin à la base, épais au sommet. Un *diverticulus* apical débouche à l'extrémité de la capsule membraneuse de la spermathèque.

Metabrachinus fasciaticollis (Fairmaire) (fig. 158)

Abdomen dont le dernier segment apparent dorsalement est représenté par la moitié postérieure du tergite VIII. Tergites VI et VII fortement sclérifiés et pubescents. Tergite VII plus allongé. Tergite VIII sans apophyses antérieures. Tergite IX absent car les sclérites en gouttière évacuateurs des chambres d'explosion se rejoignent médianement. Face ventrale à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture effacée au milieu. Ventrite VII pas plus

Source : MNHN, Paris

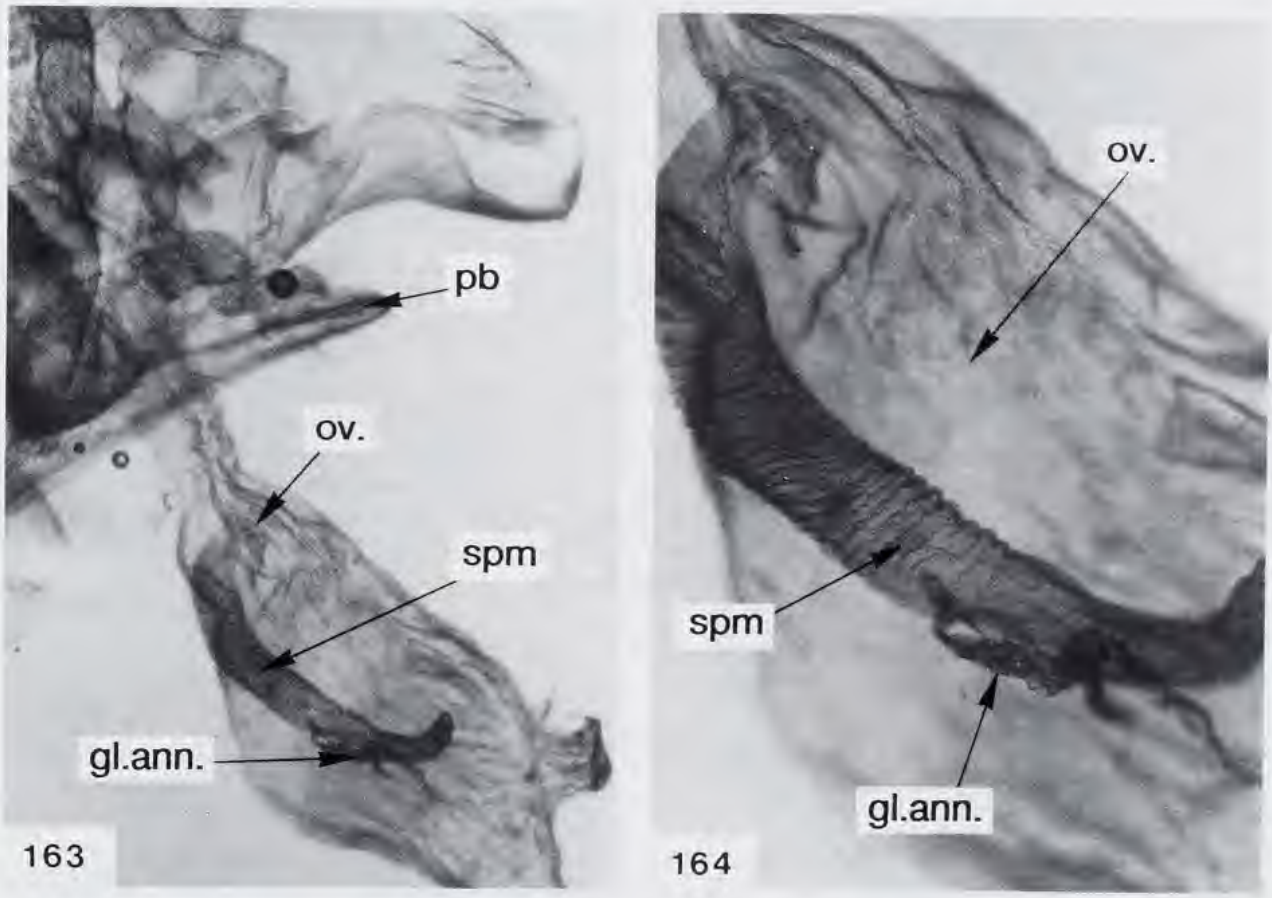


FIG. 163-164. — Genitalia femelles des Brachinidae *(female genitalia of Brachinidae)*. — **163** : *Aploa ornata* (Fairmaire). — **164** : *Idem*, détail de la spermathèque et de sa glande annexe *(detail of the spermatheca with its appended gland)*.

allongé que les précédents, mais arrondi en arc de cercle en arrière.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en arrière du segment VIII.

Latérotergites VIII fortement sclérifiés, séparément arrondis en arrière et séparés par un champ membraneux médian. Pas d'apophyses antérieures.

Latérotergites IX assez peu sclérifiés, prolongés en avant par une apophyse lobée. Chambres d'explosion des glandes pygidiales en position dorsale au dessus de l'orifice anal.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite presque aussi large que long. Gonocoxite de même longueur, en onglet assez étroit. Un organe bisétulé de très petite taille.

Pas de gonopodes VIII. Ventrite X sous la forme d'un sclérite glabre bien distinct, se rétrécissant vers l'avant en court « spiculum ».

Voies génitales. Genitalia internes de très petites dimensions. *Peribursa* basale modérément développée, surtout sur la face ventrale. Vagin membraneux inerme, allongé, recourbé en « S », prolongé à son extrémité antérieure par l'oviducte commun. Spermathèque insérée sur la base de l'oviducte, avec un long et étroit *diverticulus ductus* à son insertion. Réservoir assez volumineux, transversalement plissé, muni d'une glande annexe.

Crepidogaster protuberata Basilewsky (fig. 77)

Abdomen dont la plus grande largeur est située bien après le milieu, au niveau du segment VI. Le dernier segment apparent sur la face dorsale est la marge postérieure du tergite VIII, lequel est modérément pubescent et prolongé en avant par deux apophyses unilobées assez courtes, aussi larges que longues. Tergites V, VI et VII sclérifiés, plus longs et surtout plus larges que les précédents, leur surface pubescente. Tergite VII invaginé d'un tiers de sa longueur sous le VI. Tergite IX réduit et peu sclérifié, rudimentaire. Face ventrale avec les ventrites III et IV totalement fusionnés, sans trace visible de suture. Ventrite VII à bord postérieur arrondi en arc de cercle, mais pas plus long que les ventrites précédents.

Terminalia. Genitalia atypiques : latérotergites VIII non jointifs mais entrecroisés, orifice génital situé en arrière du ventrite VII, au niveau des champs segmentaires VIII et IX.

Source : MNHN, Paris

Latérotergites VIII très distinctement entrecroisés, le gauche recouvrant ventralement le droit. Chacun prolongé en avant par une apophyse foliacée peu sclérifiée.

Latérotergites IX réduits et à peine sclérifiés. Gonopodes IX également rudimentaires, entrecroisés.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Vagin membraneux et plissé, inerme, terminé à son extrémité antérieure par le débouché de l'oviducte commun. A la base de l'oviducte mais sur la face ventrale, débouche le conduit, assez épais, de la spermathèque. Ce conduit, brusquement rétréci, est prolongé par un diverticule filiforme, tandis que peu avant ce rétrécissement est insérée la capsule, lisse et piriforme.

Amphizoidae

Fig. 56-58

Famille monogénérique appartenant aux Hydradephaga, mais moins modifiée que beaucoup d'autres par la vie aquatique. Quelques espèces vivent dans la région Néarctique, deux autres ont été découvertes en Chine continentale.

Le postabdomen des femelles est remarquable par la réduction du médiotergite IX, devenu vestigial (le médiotergite IX est totalement absent chez les autres Hydradephaga), et par la présence d'une *plaque sous-génitale* véritable, qui serait formée par une fusion secondaire des gonopodes VIII (Deuve, 1987b). Les gonopodes IX sont monomères comme chez tous les Hydradephaga : gonosubcoxite et gonocoxite sont fusionnés. Les voies génitales sont dédoublées, il y a deux orifices génitaux. La partie dorsale des genitalia montre l'existence d'un *sclérite helminthoïde* entre la base de l'oviducte et ce qui pourrait bien être une spermathèque.

Espèce étudiée : *Amphizoa insolens* Leconte.

Amphizoa insolens Leconte (fig. 56 à 58)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié en « pygidium » non convexe et peu sclérotinisé, pubescent, qui ferme dorsalement l'extrémité abdominale. Un fin sillon membraneux divise médianement ce tergite. Tergite VII indifférencié. Tergite IX vestigial, peu visible et à peine sclérotinisé.

Ventrite II sans triangle intermétacoxal. Ventrites III et IV soudés, séparés par une ligne de suture faiblement sinueuse. Ventrite VII dilaté en arrière, « portant » le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génitale, dédoublé, semblant en apparence situé au niveau du 9e segment.

Latérotergites VIII non contigus, séparés médianement par une zone membraneuse. Chaque latérotergite avec une large mais courte apophyse antérieure de forme triangulaire; leur extrémité postérieure amincie en pointe.

Latérotergites IX fortement développés, se rejoignant presque dorsalement et, à ce niveau, leur pointe postérieure un peu dilatée en lobe pubescent. Glandes pygidiales associées à ces latérotergites creusés d'une gouttière à cet endroit. Apophyses antérieures simples et larges, assez courtes.

Gonopodes IX monomères. Gonosubcoxites et gonocoxites fusionnés, sans trace de suture, régulièrement amincis en pointe en arrière. Gonocoxite terminé à l'apex par une touffe de soies sensorielles et non par un organe bisétulé comme chez la majorité des Adephaga terrestres.

Gonopodes VIII fusionnés en une *plaque sous-génitale* médiane, coaptée à la face ventrale des gonopodes IX.

Voies génitales montrant deux parties séparées topographiquement dès leur base. Il y a donc deux orifices, dont seul le plus ventral correspond au véritable orifice de ponte.

Partie ventrale : Oviducte ventral, large, coudé à sa base en une plicature très caractéristique. Vagin large, court, membraneux, prolongé en avant par un long rétrécissement, tendu par un sclérite filiforme et terminé à son extrémité par une poche ogivoïde plissée.

Partie dorsale très volumineuse, deux fois plus longue que la partie ventrale, semblant correspondre à un réservoir membraneux hypertrophié. Aux deux-tiers apicaux on peut observer la glande accessoire proprement dite, avec un canal collecteur unique.

Trachypachidae

Fig. 165-166

Répartition discontinue : le genre *Trachypachus* vit dans les régions circumpolaire Arctiques, le genre *Systolosoma* dans les régions australes de l'Amérique du Sud (Chili).

La monophylie de cette famille est possible mais non certaine. En revanche, l'ensemble Trachypachidae + Hydradephaga serait monophylétique (cf. p. 93).

L'abdomen est de type nébridien, le médiotergite VIII peu différencié, pas plus sclérifié que les précédents mais recouvrant le postabdomen. Le médiotergite IX est encadré par deux *« lobes paratergaux »* saillants qui seraient des formations latérotergales (fig. 166).

Source : MNHN, Paris

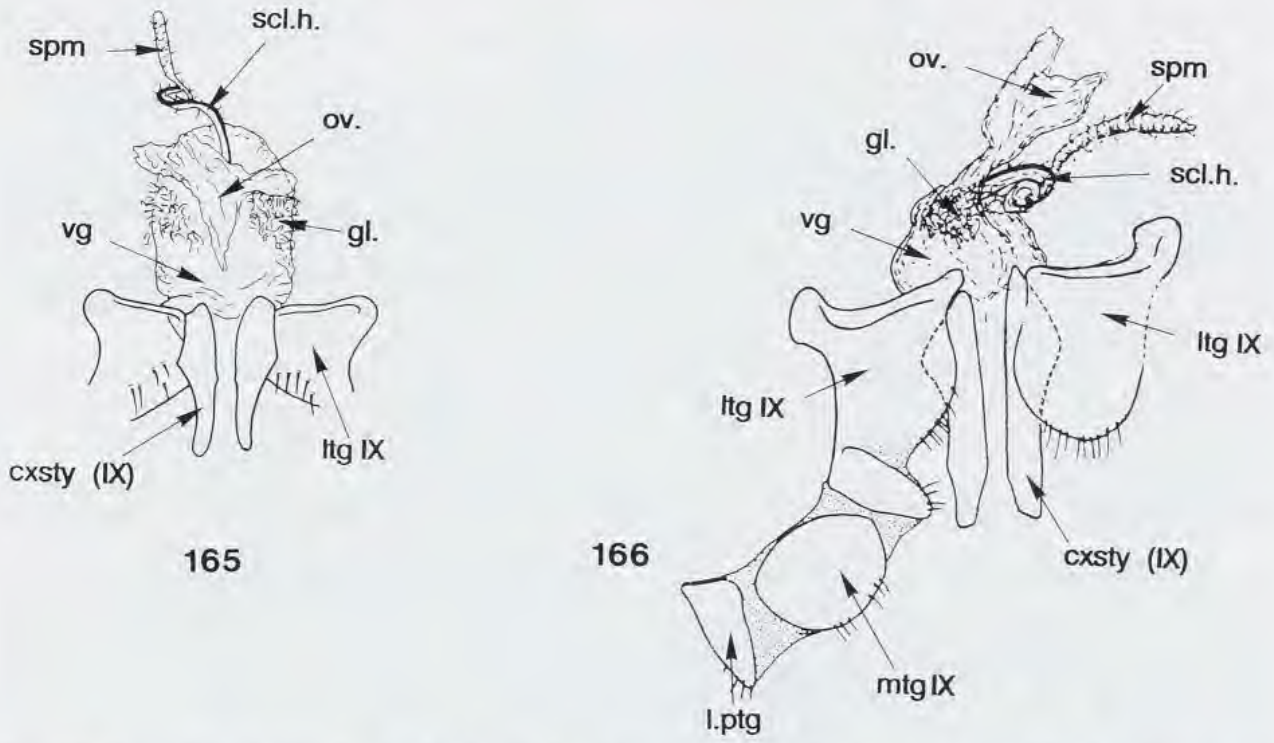


FIG. 165-166. — Genitalia femelles des Trachypachidae *(female genitalia of Trachypachidae)*. — **165** : *Systolosoma breve* Solier. — **166** : *Trachypachus inermis* Motchoulsky.

L'oviducte est ventral et le vagin montre, après traitement à la potasse, un feutrage de canalicules de glandes tégumentaires sécrétrices (fig. 131). Un fin *sclérite helminthoïde* sépare l'oviducte de la capsule de la spermathèque et renforce ce qui semble être le conduit de celle-ci. Il n'y a ni glande annexe, ni glande accessoire, mais des formations glandulaires diffuses sur la capsule de la spermathèque. Aucune trace des gonopodes VIII n'est visible.

Espèces étudiées : *Systolosoma breve* Solier, *Trachypachus inermis* Motchoulsky.

Systolosoma breve Solier (fig. 165)

Abdomen de Type nébridien. Tergite VII indifférencié, semblable aux précédents. Tergite VIII indivis, pas plus sclérotinisé mais fermant dorsalement l'extrémité postérieure de l'abdomen. Tergite IX développé, avec individualisation de deux lobes latéraux. Ventrites sans particularité, le triangle intermétacoxal du ventrite II très réduit. Ventrites III et IV soudés, leur délimitation marquée par une fine ligne de suture.

Terminalia. Genitalia femelles épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence au niveau des gonopodes IX.

Latérotergites VIII séparément arrondis en arrière avec chacun quelques soies marginales. Chaque latérotergite avec en avant une étroite apophyse recourbée vers l'extérieur, simple, à extrémité non bilobée.

Latérotergites IX peu différenciés, à peu près aussi longs que larges, faiblement pubescents. Le bord postérieur arrondi en demi-cercle. Un large apophyse antérieure à extrémité simple.

Gonopodes IX monomères. Gonocoxite fusionné au gonosubcoxite, allongé en onglet digitiforme. Pas d'organe bisétulé subapical (visible en revanche chez *Trachypachus inermis* Motchoulsky et appartenant donc au plan de base des Trachypachidae).

Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Vagin inerme, dilaté en une large poche ovalaire formant bourse copulatrice, moins de deux fois plus longue que large. Oviducte ventral. Spermathèque à capsule digitiforme annelée, son conduit long et étroit, membraneux, soutenu sur toute sa longueur par un fin sclérite filiforme. Pas de glande à réservoir, mais quelques canalicules visibles sur la capsule de la spermathèque, d'autres plus nombreux en touffes sur le vagin.

Trachypachus inermis Motschoulsky (fig. 166)

Mêmes caractères que *Systolosoma breve* Solier. Bourse copulatrice vaginale moins volumineuse. Un organe bisétulé près de l'apex des gonopodes IX.

Source : MNHN, Paris

Omophronidae

Fig. 167

Famille monophylétique représentée par un seul genre, *Omophron*, ou par deux si l'on retient le genre voisin *Phrator*. Une paire de glandes inédites est située sur les membranes péritrémales du segment VI.

L'abdomen est de type nébridien, le médiotergite VII nullement différencié, le médiotergite VIII à peu près de même taille que les précédents. Les gonopodes IX sont monomères, mais gonosubcoxite et gonocoxite sont distincts. Les gonopodes VIII sont visibles.

Les voies génitales ectodermiques femelles sont remarquables par la présence d'un *sclérite helminthoïde* entre l'oviducte et la base de la spermathèque, occupant en quelque sorte la position de l'apophyse vaginale des Paussidae. Une glande accessoire est située sur la face dorsale du vagin.

Espèces étudiées : *Omophron limbatum* (F.), *O. variegatum* Olivier, *Phrator grandidieri* (Alluaud).

Omophron variegatum Olivier (fig. 167)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII indifférencié, de même forme et taille que les précédents. Tergite VIII fermant dorsalement l'extrémité abdominale, mais lui-même peu différencié, beaucoup plus large que long, à peu près de même taille que le tergite VII, pas davantage sclérotinisé, indivis, cependant prolongé en avant par deux apophyses simples, étroites, à peu près deux fois plus longues que larges. Quelques soies éparses sur ce sclérite. Tergite IX assez développé bien que peu sclérotinisé, à bord postérieur arrondi, sans individualisation de lobes latéraux.

Face ventrale avec le triangle intermétacoxal du ventrite II réduit. Ventrites III et IV soudés, séparés par une fine ligne de suture visible seulement dans la région médiane. Deux courts apodèmes lobuliformes, dirigés vers l'avant à proximité de ce sillon, à hauteur des cavités cotyloïdes des metacoxae. Différenciation de courts mais larges apodèmes latéraux près de la membrane péritrémale, au niveau des antecostae 4-5, 5-6 et 6-7.

Une glande à réservoir très remarquable (autapomorphie des Omophronidae) dont l'orifice débouche dans la membrane péritrémale du 6° segment, contre le bord latéral du ventrite VI.

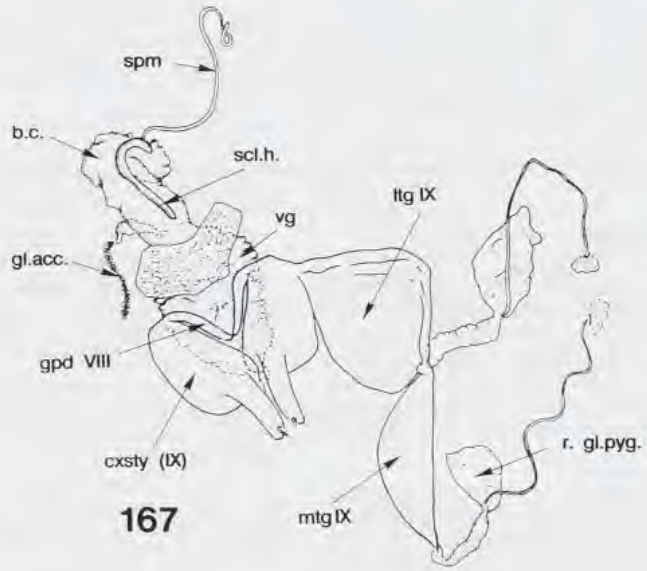


FIG. 167. — Genitalia femelles de *(female genitalia of) Omophron variegatum* Olivier (Omophronidae).

Source : MNHN, Paris

Terminalia. enitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence sur le segment IX.

Latérotergites IX peu différenciés et peu sclérotinisés, glabres, prolongés en arrière par une large et simple apophyse.

Gonopodes IX de type monomère, leurs deux composantes fusionnées mais distinctes. Gonosubcoxites IX courts et larges, glabres ; gonocoxites plus étroits, en onglet deux fois plus long que large, glabres également, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de deux baguettes sclérotinisées, à extrémité arrondie, soudées, mais non fusionnées, à la base de la face ventrale des gonosubcoxites IX.

Pas de ventrite X visible.

Voies génitales avec un oviducte ventral, une glande à réservoir isolée sur la face dorsale du vagin, une spermathèque débouchant dans l'extrémité apicale, antérieure, du vagin, donc entre l'oviducte et la glande.

Vagin en deux parties : une partie basale large, membraneuse, inerme ; une partie apicale plus étroite, formant bourse copulatrice, recourbée en crosse et renforcée par un sclérite filiforme fortement sclérotinisé. A l'extrémité de ce sclérite débouche la spermathèque, qui se présente comme un fin tube filiforme, à peu près de même longueur que l'ensemble du vagin.

Glande à réservoir avec un canal efférent court et fin ; réservoir plus de deux fois plus long que large ; un canal collecteur.

Nebriidae

Fig. 168-191

Famille composée de nombreux représentants qui tous vivent dans la région Holarctique, à l'exception de l'espèce *Notiokasis chaudoiri* Kavanaugh & Nègre, récemment décrite du Brésil. La monophylie du groupe est vraisemblable (morphologie des organes protibiaux de toilette, des coxostyles, des voies génitales ectodermiques), mais resterait à démontrer de façon rigoureuse.

L'abdomen est de type nébridien bien caractérisé, les apophyses des latérotergites VIII sont bilobées dans le plan de base de la famille (autapomorphie), à l'exception importante de l'espèce sud-américaine *Notiokasis chaudoiri*, qui appartient peut-être à une famille particulière.

Les gonopodes IX sont dimères, les gonosubcoxites généralement bordés d'une façon caractéristique par une rangée de soies sur leur marge apicale (fig. 169, 175, 176, 178, 186, 189). Les conduits génitaux internes des femelles sont partiellement dédoublés. Il n'y a qu'un seul gonopore, mais le vagin montre deux parties distinctes. La moitié dorsale présente une bourse copulatrice indépendante sur laquelle est fixée la « spermathèque ». La moitié ventrale supporte l'insertion de l'oviducte commun et possède sur sa paroi un *sclérite helminthoïde*.

Il est intéressant de noter les similarités que présente ce type de genitalia avec ceux des Hydradephaga. En particulier, on remarquera que le sclérite helminthoïde se retrouve chez les Hydradephaga, chez les Trachypachidae, chez les Omophronidae et chez les Nebriidae. Cet ensemble serait-il monophylétique ? Rien actuellement ne s'oppose à cette hypothèse, mais d'autres arguments seront nécessaires pour la confirmer ou l'infirmer.

Espèces étudiées : *Eurynebria complanata* (L.), *Leistus constrictus* Schaufuss, *L. rufomarginatus* Duftschmidt, *Nebria alzonai* Deuve & Ledoux, *N. brevicollis* (L.) *N. hellwigi* (Panzer), *N. macrogona* Bates, *Notiokasis chaudoiri* Kavanaugh & Nègre, *Notiophilus aquaticus* (L.), *N. biguttatus* (F.), *N. pusillus* Waterhouse, *N. rufipes* Curtis, *Opisthius richardsoni* Kirby, *Oreonebria microcephala* Daniel, *Paropisthius davidi* (Fairmaire), *P. indicus* (Chaudoir), *Pelophila borealis* (Paykull).

Nebria macrogona Bates (fig. 168)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII formant « pygidium », à peine plus allongé que les précédents, et arrondi en arrière pour fermer dorsalement l'extrémité abdominale. Tergites VI, VII et VIII à peine invaginés sous le précédent. Pas d'apophyse d'attache musculaire. Tergite IX développé, à extrémité postérieure arrondie. Face ventrale sans particularité, les ventrites III et IV soudés, la ligne de suture superficielle mais visible sur toute sa longueur. Le ventrite VII dilaté en arrière, « portant » le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital déporté en arrière du segment IX, derrière les gonopodes.

Latérotergites VIII contigus mais séparés l'un de l'autre par une ligne médiane membraneuse. Chacun avec sa marge postérieure séparément arrondie et bordée par quelques courtes soies alignées. Apophyses antérieures un peu plus larges que longues mais très distinctement bilobées.

Latérotergites IX assez peu sclérifiés. Bord postérieur arrondi. Une apophyse antérieure nettement plus large que longue.

Gonopodes IX monomères allongés et régulièrement rétrécis d'avant en arrière, avec une faible pubescence sur la face interne. Gonocoxite fusionné au gonosubcoxite. Un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Vagin très tôt bifurqué en deux parties. Une partie ventrale membraneuse longue et étroite, inerme, sans sclérite helminthoïde, prolongée antérieurement par l'oviducte commun. Une partie dorsale plus courte mais plus

Source : MNHN, Paris

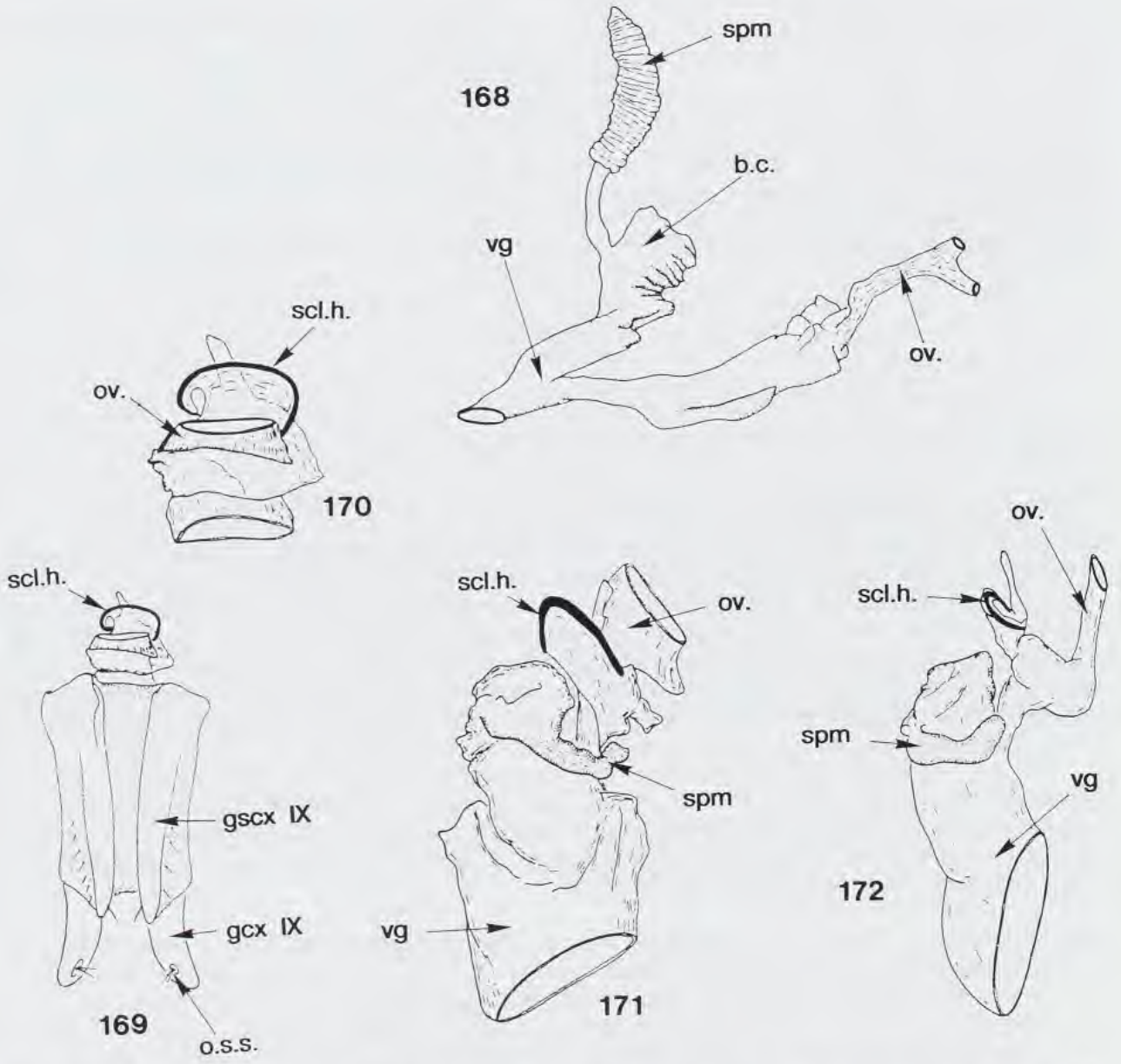


FIG. 168-172. — Genitalia femelles des Nebriidae *(female genitalia of Nebriidae)*. — **168** ; *Nebria macrogona* Bates. — **169** : *Nebria hellwigi* (Panzer), face ventrale *(ventral face)*. — **170** : *Idem*, détail des genitalia interne, face ventrale *(detail of the internal genitalia, ventral face)*. — **171** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **172** : *Idem*, face latérale *(lateral view)*.

large, plus ou moins dilatée en « bourse copulatrice », dans laquelle débouche une « spermathèque ». Celle-ci avec un conduit assez large et une capsule volumineuse, membraneuse, avec de nombreux plis transversaux.

Nebria hellwigi (Panzer) (fig. 169 à 172)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII non différencié, à peine invaginé sous le VI. Tergite VIII allongé et arrondi en arrière, formant « pygidium ». Tergite IX totalement invaginé mais développé, presque aussi long que large, sa marge postérieure arrondie en demi-cercle. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV soudés, mais avec une ligne de suture visible sur toute sa longueur. Ventrite VII dilaté en arrière, portant le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII jointifs à leurs marges antérieures, puis très séparément arrondis à l'apex. Chacun prolongé en avant, latéralement, par une apophyse un peu plus large que longue, à extrémité distinctement bilobée.

Latérotergites IX très peu sclérifiés. Antecosta formant en avant un lobe assez simple.

Source : MNHN, Paris

Gonopodes IX avec gonocoxite, petit et subtriangulaire, situé dans le prolongement du gonosubcoxite. L'ensemble très allongé. Plage membraneuse et quelques soies alignées sur la face ventro-externe du gonosubcoxite. Un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII peu sclérifiés mais visibles entre les gonopodes IX. En baguettes très allongées.

Pas de ventrite X visible.

Voies génitales. Genitalia ectodermiques internes de très petites dimensions en proportion des terminalia. Vagin scindé en deux parties comme il est habituel dans la famille des Nebriidae. Partie ventrale avec un lobe en oreillette sous-tendu par le sclérite helminthoïde. Partie dorsale en poche membraneuse courte, avec une spermathèque vermiforme d'un aspect assez irrégulier.

Nebria brevicollis (L.) (fig. 173)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII fermant dorsalement l'extrémité abdominale, mais peu différencié, pas plus long que les tergites précédents, son bord postérieur toutefois arrondi en demi-cercle et son bord antérieur présentant deux très courtes expansions apophysaires latérales, d'ailleurs peu visibles. Tergite IX bien développé, plus large que long, son bord postérieur également arrondi en demi-cercle.

Face ventrale sans particularités notables. Triangle intermétacoxal du ventrite II réduit. Ventrites III et IV soudés, la ligne de suture bien visible, subrectiligne. Ventrites IV, V et VI munis chacun d'une paire de soies symétriques. Ventrite VII, à peine allongé et arrondi en demi-cercle, avec quatre soies marginales postérieures.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII libres, non soudés ni même reliés par une membrane connective, sinon à leur base. Chacun terminé en arrière en lobe arrondi muni de courtes soies marginales. Apophyses antérieures développées, un peu plus longues que larges et faiblement bilobées.

Latérotergites IX composites : des plages membraneuses délimitent deux ou trois zones sclérifiées. Marge antérieure dilatée en apophyse largement arrondie.

Gonopodes IX presque monomères. Gonocoxite et gonosubcoxite partiellement fusionnés, la suture cependant à peine visible. Gonocoxite en onglet falciforme, son sommet arrondi; un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII peu développés, sous la forme d'une courte protubérance sclérifiée à la base des gonopodes IX.

Pas de ventrite X visible.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin composé d'une partie ventrale dilatée en poche et marquée dorsalement par la présence d'un sclérite helminthoïde; et d'une partie dorsale sensiblement de même volume, dans laquelle débouche la spermathèque. Celle-ci de grandes dimensions, terminée à son extrémité apicale en une poche ovoïde à parois annelées. Pas de glande visible.

Nebria alzonai Deuve et Ledoux (fig. 174)

Abdomen et *terminalia* avec les mêmes caractères généraux que chez les espèces précédentes. Ventrites IV, V et VI munis d'un groupe de trois à cinq soies de chaque côté de leur ligne de symétrie. Ventrite VII avec seulement deux soies près de la marge apicale. Latérotergites VIII accolés l'un à l'autre. *Voies génitales* sans formations glandulaires apparentes, mais avec une spermathèque volumineuse, digitiforme à paroi transversalement plissée. Vagin avec deux parties bien séparées : l'une ventrale dans laquelle débouche l'oviducte, avec un sclérite helminthoïde bien visible et une nette *ligula basalis*; l'autre dorsale, moins volumineuse, dans laquelle débouche le conduit de la spermathèque.

Eurynebria complanata (L.)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII fermant dorsalement l'extrémité abdominale, cependant peu différencié, de dimensions voisines de celles des tergites précédents. Pas d'apophyses antérieures. Tergite IX assez grand, simple, sans lobes latéraux, à extrémité obusément angulée mais arrondie.

Face ventrale sans particularités notables. Triangle intermétacoxal du ventrite II réduit. Ventrites II et III contigus mais séparés par un long sillon transversal continu. Ventrite VII dilaté et régulièrement arrondi en arrière.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII non soudés, séparés par une membrane médiane ; leur bord postérieur subdroit, avec quelques soies marginales. Apophyses antérieures grandes et larges, distinctement bilobées.

Latérotergites IX simples, peu différenciés, à bordure postérieure arrondie. Marge antérieure plus fortement sclérifiée, avec un apodème latéral court.

Gonopodes monomères très allongés et rétrécis en arrière. Une rangée de soies fortes sur le bord externe. Suture non visible entre le gonosubcoxite et le gonocoxite.

Gonopodes VIII très visibles sous la forme de deux onglets simples situés à la base des gonopodes.

Pas de ventrite X visible.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin avec une partie postérieure élargie, aussi large que longue, sous la forme d'une poche membraneuse inerme; et une partie antérieure de même longueur, plus étroite, soutenue par un fin sclérite filiforme. Pas de spermathèque visible à l'extrémité de cette poche.

Un long réservoir digitiforme, annelé ou du moins à membrane transversalement plissée, située dorsalement sur le vagin à l'extrémité antérieure de la partie basale. Des canalicules glandulaires épars sur ce réservoir, un peu plus nombreux sur l'extrémité apicale. Pas de canaux collecteurs.

Oreonebria microcephala Daniel

Mêmes caractères généraux que *Eurynebria complanata* L. Gonopodes IX pas vraiment monomères, une zone moins sclérotinisées sépare le gonosubcoxite du gonocoxite ; celui-ci en onglet recourbé, avec un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Conduits génitaux identiques, le sclérite filiforme présent.

Leistus rufomarginatus Duftschmidt (fig. 175)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII cependant peu différencié, à peine plus long que le tergite VII, son extrémité postérieure arrondie. Tergite VII non différencié. Tergite IX invaginé mais développé, simple, le bord postérieur arrondi. Une partie des latérotergites IX est visible dorsalement sur les côtés, donnant l'apparence de lobes latéraux du médiotergite. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII non soudés, séparés par une membrane médiane, deux fois plus larges que longs, leur bord postérieur frangé de quelques soies. Apophyse antérieure grande, latérale, faiblement bilobée.

Source : MNHN, Paris

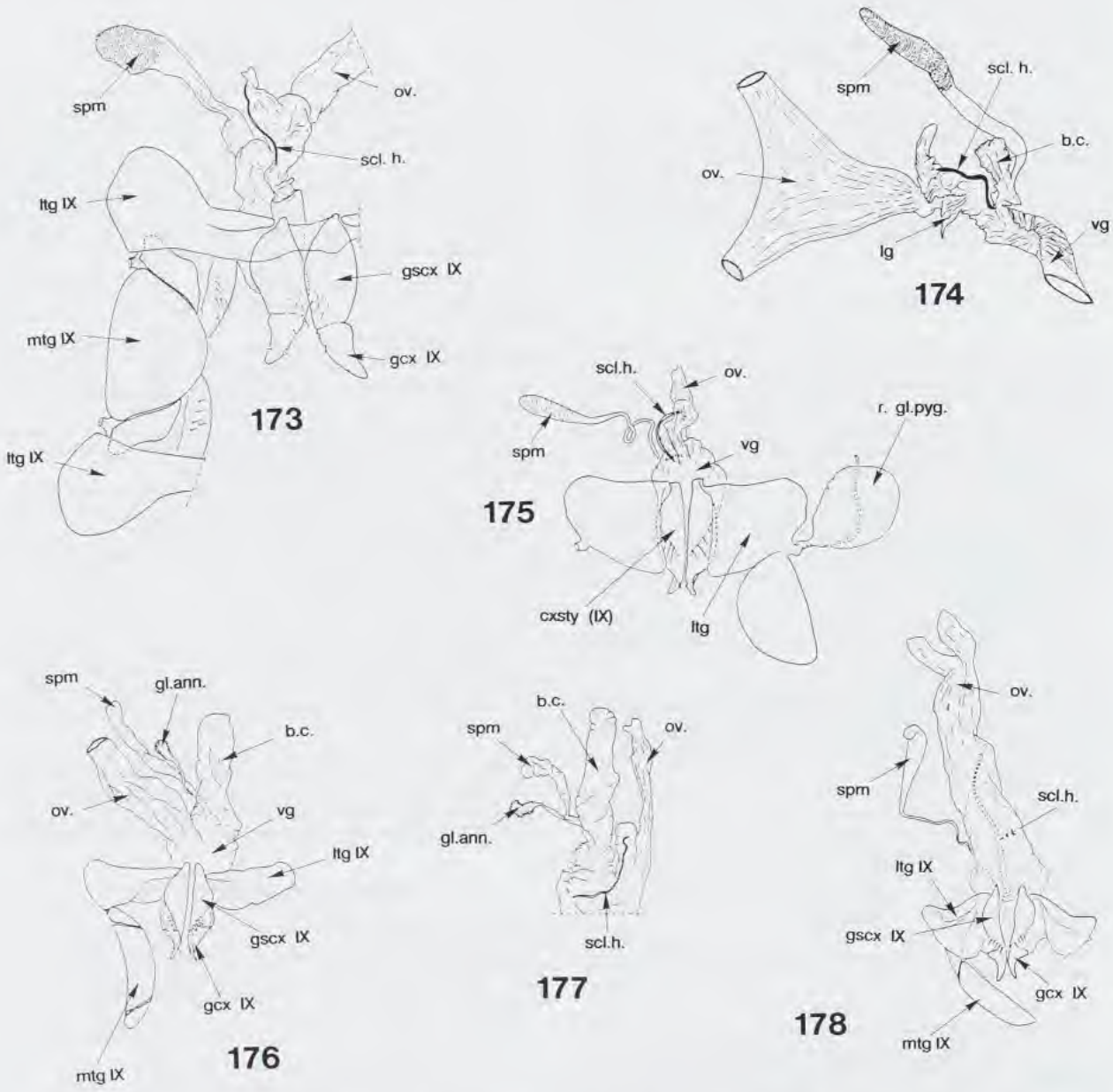


FIG. 173-178. — Genitalia femelles des Nebriidae *(female genitalia of Nebriidae)*. — **173** : *Nebria brevicollis* (L.). — **174** : *Nebria alzonai* Deuve et Ledoux. — **175** : *Leistus rufomarginatus* Duftschmidt. — **176** : *Notiophilus rufipes* Curtis, face ventrale *(ventral face)*. — **177** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*. — **178** : *Leistus nitidus* Duftschmidt.

Latérotergites IX simples, peu différenciés, arrondis en arrière. Une large apophyse en avant.

Gonopodes IX semblant monomères. En fait, le gonocoxite séparé du gonosubcoxite par un espace un peu moins sclérotinisé. Cette limite marquée par quelques soies alignées sur le bord postérieur, dorsal et ventral, du gonosubcoxite. Gonocoxite en onglet recourbé, avec un organe bisétulé subapical, mais aussi deux très petites soies supplémentaires à l'apex.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin avec une partie basale en poche membraneuse large, inerme ; et une partie distale plus étroite, recourbée en plus d'un demi-tour d'hélice

Source : MNHN, Paris

et tendue par un sclérite filiforme. Une poche membraneuse subsphérique à l'extrémité antérieure de ce vagin, à l'extrémité du sclérite.

Un volumineux réservoir glandulaire digitiforme, avec différenciation d'un assez long canal efférent, inséré sur la face dorsale de la partie basale du vagin. Des canalicules épars visibles sur la membrane transversalement plissée du réservoir.

Leistus nitidus Duftschmidt (fig. 178)

Abdomen et *terminalia* ont les mêmes caractères que chez *Leistus rufomarginatus*, mais les conduits génitaux sont bien distincts.

Voies génitales. Vagin différencié en une longue poche membraneuse assez large, nullement plissée, à l'extrémité de laquelle débouche l'oviducte commun. Dorsalement, une fine empreinte filiforme relie la base de l'oviducte au débouché d'une glande, situé près de la base du vagin. Glande avec un assez long réservoir digitiforme membraneux, « annelé », et un canal efférent plus long encore. Quelques canalicules glandulaires épars visibles sur le réservoir.

Notiophilus rufipes Curtis (fig. 176-177)

Abdomen de type nébridien, le tergite VII de même longueur que les précédents, nullement différencié. Tergite VIII pas plus allongé que le tergite VII, mais arrondi en arrière en arc de cercle, avec de très courtes apophyses sur sa marge antérieure, à peine distinctes. Tergite IX court, mais large, sclérifié et bien individualisé. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, l'orifice génital situé entre les gonopodes.

Latérotergites VIII contigus mais non soudés, leur marge antérieure prolongée par deux apophyses étroites, l'apophyse interne près de deux fois plus longue que l'externe.

Latérotergites IX peu sclérifiés, l'antecosta formant un large lobe à extrémité arrondie.

Gonopodes IX dimères, le gonosubcoxite plus long que large, bordé en arrière par quatre (face ventrale) ou trois (face dorsale) macrochètes marginaux. Le gonocoxite en onglet court, avec un organe sétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Genitalia internes présentant deux parties distinctes se rejoignant à la base dans un vagin unique. Une partie ventrale avec l'oviducte et une poche membraneuse

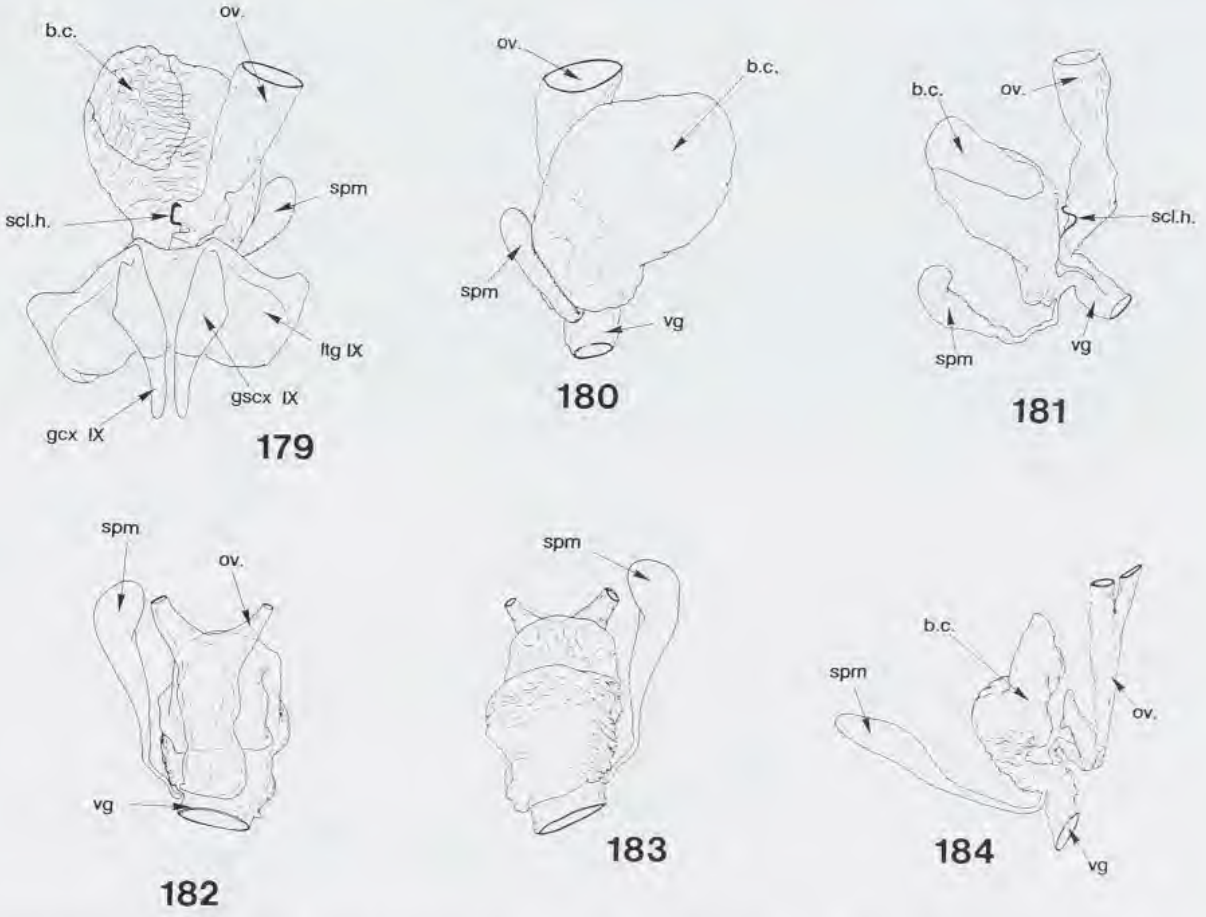


FIG. 179-184. — Genitalia femelles des Nebriidae *(female genitalia of Nebriidae)*. — **179** : *Opisthius richardsoni* Kirby, face ventrale *(ventral face)*. — **180** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **181** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*. — **182** : *Paropisthius indicus* (Chaudoir), face ventrale *(ventral face)*. — **183** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **184** : *Idem*, face latérale droite *(right lateral side)*.

Source : MNHN, Paris

lobulaire dont la paroi dorsale est marquée par la présence d'un très fin, mais long sclérite helminthoïde. Une partie dorsale formant une assez volumineuse bourse copulatrice dans laquelle débouche une spermathèque membraneuse surmontée d'une glande annexe.

Opisthius richardsoni Kirby (fig. 179-181)

Abdomen de type nébridien, très proche par sa forme de ceux que l'on observe chez les Hydradephaga. Tergite VIII est le dernier apparent, différencié en « pygidium » allongé et fortement sclérifié, la marge postérieure en ogive. Nullement invaginée, son bord postérieur présente latéralement deux très petites apophyses à peine perceptibles. Tergite VII nullement différencié, semblable aux précédents. Tergite IX bien développé mais transverse, sa marge postérieure arrondie en demi-cercle. Extrémités internes des latérotergites IX visibles dorsalement, formant des lobes qui encadrent le médiotergite. A ce niveau débouchent les canaux efférents des glandes pygidiales. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture bien visible sur toute sa longueur, rectiligne. Ventrite VII dilaté en arrière et portant le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII jointifs en avant mais séparés en arrière, chacun arrondi en lobe. Apophyses antérieures développées, en fortes languettes quadrangulaires deux fois plus longues que larges, unilobées.

Latérotergites IX peu sclérifiés. Antecosta plus forte, avec une apophyse antérieure en lobe arrondi.

Gonopodes IX monomères. Gonocoxite fusionné au gonosubcoxite, cet ensemble allongé et régulièrement aminci d'avant en arrière. Quelques soies sur la face interne. Un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Vagin très tôt bifurqué en deux parties bien distinctes. Une partie ventrale prolongée par l'oviducte commun, avec un sclérite helminthoïde bien visible sur la face dorsale. Une partie dorsale différenciée en une énorme poche membraneuse à tégument fripé-plissé, avec une plage apico-ventrale sclérotinisée, qui est nettement délimitée. A la base de cette poche, dorsalement, s'insère la spermathèque, assez volumineuse, à capsule membraneuse avec quelques rides transversales.

Paropisthius indicus (Chaudoir) (fig. 182-184)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII indifférencié. Tergite VIII plus allongé, à bord postérieur arrondi, fermant dorsalement l'extrémité abdominale. Tergite IX développé mais transverse, arrondi en arrière, une partie des latérotergites visible dorsalement. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture distincte et rectiligne. Ventrite VII dilaté en arrière, portant le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en arrière du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII presque jointifs, séparément arrondis en arrière, avec quelques fines soies marginales. De fortes apophyses antérieures plus longues que larges, unilobées.

Latérotergites IX très peu sclérifiés à l'exception de l'antecosta. Une apophyse antérieure en lobe arrondi assez large.

Gonopodes IX monomères. Gonocoxite fusionné au gonosubcoxite, l'ensemble assez régulièrement aminci d'avant en arrière, avec une zone membraneuse sur la face externe du gonosubcoxite. Un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII présents, développés en baguettes allongées accolées contre la face interne des gonocoxites IX, de part et d'autre de l'orifice génital.

Pas de ventrite X visible.

Voies génitales. Vagin distinctement scindé en deux parties. Une partie ventrale plus étroite, membraneuse, dans laquelle débouche l'oviducte. Sclérite helminthoïde visible mais à peine perceptible car peu sclérifié. Une partie dorsale plus volumineuse, formant une importante bourse copulatrice membraneuse, sans trace de sclérification. Une spermathèque de grande taille mais simple, son conduit, régulièrement aminci vers la base, est inséré à l'origine de cette bourse copulatrice, sur la face dorsale.

Paropisthius davidi (Fairmaire) (fig. 185)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié en « pygidium » pubescent, toutefois peu convexe, un peu plus long que le tergite VII qui, lui, est indifférencié quoique faiblement pubescent. Tergite IX invaginé mais bien développé, son bord postérieur arrondi. Les deux lobes latéraux qui l'encadrent sont visiblement de nature latérotergale.

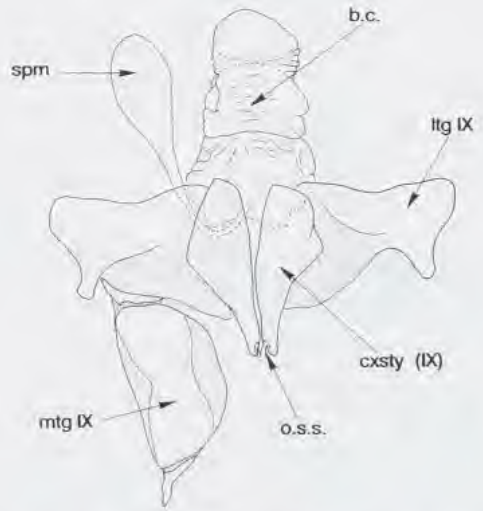


FIG. 185. — Genitalia femelles de *(female genitalia of) Paropisthius davidi* Fairmaire (Nebriidae).

Source : MNHN, Paris

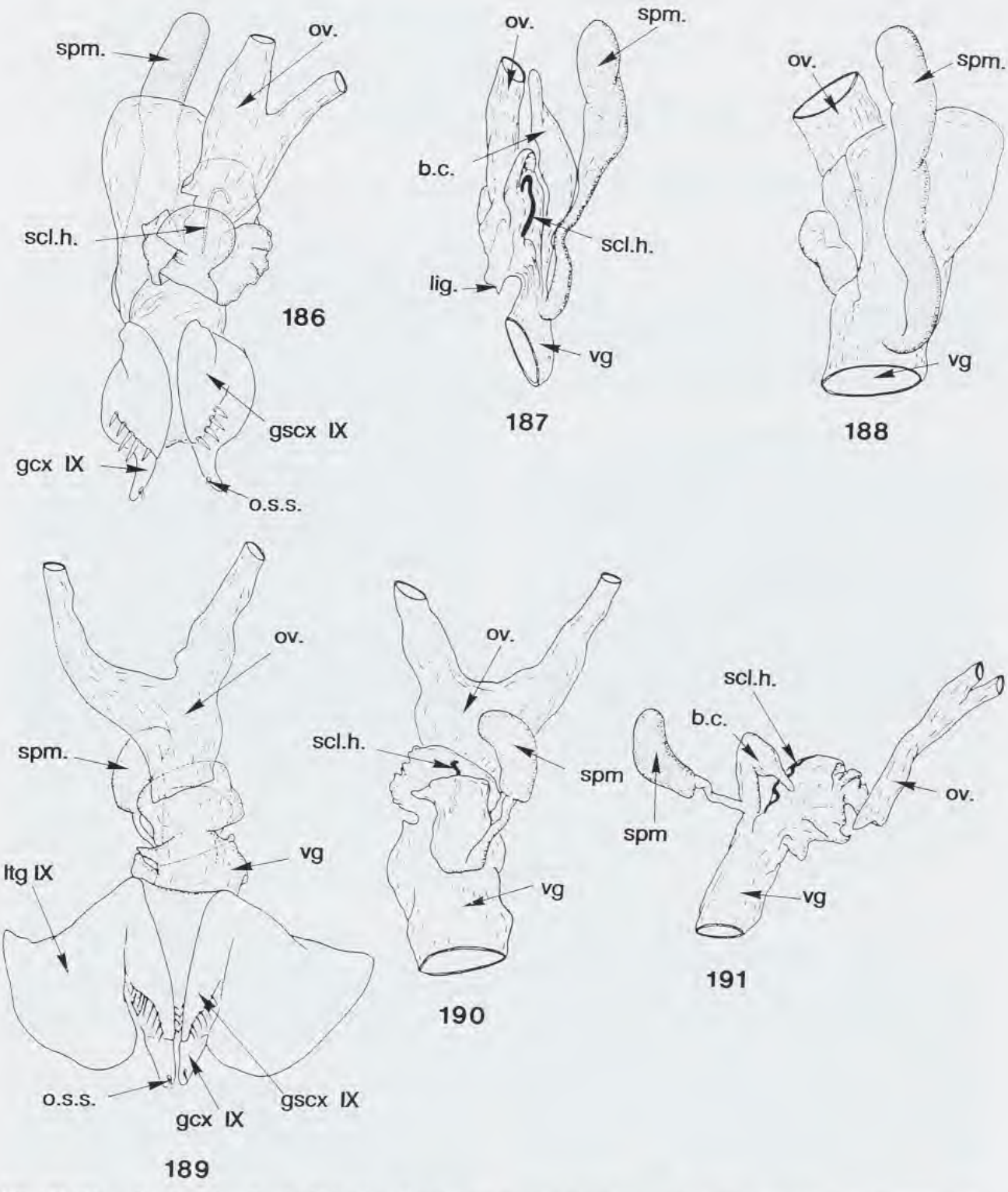


FIG. 186-191. — Genitalia femelles des Nebriidae *(female genitalia of Nebriidae)*. — **186** : *Notiokasis chaudoiri* Kavanaugh et Nègre, face ventrale *(ventral face)*. — **187** : *Idem*, face latérale gauche *(left side)*. — **188** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **189** : *Pelophila borealis* (Paykull), face ventrale *(ventral face)*. — **190** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **191** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*.

Source : MNHN, Paris

Face ventrale sans particularité. Triangle intermétacoxal du ventrite II réduit.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence sur le segment IX, en arrière des gonopodes.

Latérotergites VIII contigus mais séparés, non soudés, chacun séparément arrondi en arrière, avec quelques soies éparses. Apophyses antérieures longues et larges, en situation latérale, bilobées.

Latérotergites IX seulement sclérotinisés près du tergite IX, formant des « lobes latéraux » qui l'encadrent au débouché des glandes pygidiales. Sclérifiés également au niveau de la forte apophyse antérieure.

Gonopodes IX monomères, peu allongés. Un organe bisétulé subapical. Quelques soies sur la face ventrale.

Gonopodes VIII non distincts.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin assez large, inerme, prolongé en avant en une poche copulatrice membraneuse recourbée en U. A la base de la face dorsale du vagin débouche le fin canal efférent d'un réservoir piriforme volumineux. Très peu de canalicules glandulaires.

Pelophila borealis (Paykull) (fig. 189-191)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII cependant peu différencié, pas plus long que le tergite VII, mais le bord postérieur arrondi. De courtes apophyses antérieures en position latérale. Tergite IX bien visible, transverse, son bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence en arrière des gonopodes IX.

Latérotergites VIII formant un arceau abdominal ventral, jointifs en avant, non jointifs en arrière et séparément arrondis, la marge pubescente. Apophyses antérieures très distinctement bilobées.

Latérotergites IX en plaques peu différenciées, la marge postérieure arrondie, avec une large apophyse antérieure unilobée.

Gonopodes assez allongés, semblant monomères. En fait, une zone membraneuse sépare le gonocoxite du gonosubcoxite IX, avec un alignement de soies sensorielles sur la marge postérieure de celui-ci. Gonocoxites courts et ogivoïdes, avec un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Vagin membraneux assez large, avec un sclérite helminthoïde assez peu sclérifié mais distinct. Oviducte antéro-ventral, avec une plicature basale. Sur la face dorsale du vagin se distingue une poche membraneuse de taille moyenne, à la base de laquelle débouche la spermathèque. Celle-ci assez volumineuse, son conduit efférent distinct. D'assez nombreux et longs canalicules glandulaires peuvent être observés tant sur le vagin que sur la capsule de la « spermathèque ».

Notiokasis chaudoiri Kavanaugh et Nègre (fig. 186-188)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII indifférencié. Tergite VIII à peine plus allongé, avec cependant deux très courtes apophyses antérieures rudimentaires. Tergite IX bien développé, sclérifié, le bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture à peine perceptible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII transverses, s'entrecroisant distinctement à leur point de contact, leur extrémité postérieure faiblement arrondie et pubescente. Sur chaque latérotergite une forte apophyse plus longue que large, unilobée, située en position latérale.

Latérotergites IX très peu sclérifiés, à apophyse antérieure en un large lobe arrondi.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite peu allongé, bordé sur sa marge postérieure par une rangée d'une dizaine de macrotriches. Gonocoxite en onglet glabre, avec un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII visibles. Ventrite X peu marqué.

Voies génitales. Vagin très tôt bifurqué en deux parties distinctes. Une partie ventrale de forme complexe, prolongée en avant par l'oviducte commun. A la base de l'oviducte figure ventralement une poche trilobée, ses lobes latéraux en oreillettes, et dorsalement une poche simple avec un sclérite helminthoïde très distinct. La partie dorsale des conduits génitaux présente une assez volumineuse poche membraneuse arrondie, à la base de laquelle, encore plus dorsalement, s'insère une spermathèque de grande taille, digitiforme, au conduit efférent peu différencié.

Migadopidae

Fig. 192-197

Famille à répartition circum-Antarctique. Sans doute monophylétique (voir notamment la présence d'une strie surnuméraire juxtasuturale).

L'abdomen est de type nébridien. Les gonopodes IX sont généralement évolués et spécialisés; ils semblent avoir conservé une structure dimère et assez plésiomorphe chez *Amarotypus* (fig. 192). Chez de nombreuses espèces, le gonosubcoxite et le gonocoxite sont fusionnés (fig. 193, 194), mais parfois le gonocoxite régresse et devient rudimentaire (fig. 197).

Les voies génitales ectodermiques sont caractérisées par la présence d'une bourse copulatrice volumineuse. La spermathèque est présente (fig. 192, 193) ou plus souvent absente (fig. 194 à 197). Il n'y a jamais de glande annexe, ni de glande accessoire. Une apophyse ligulaire a été observée seulement chez *Amarotypus*.

Source : MNHN, Paris

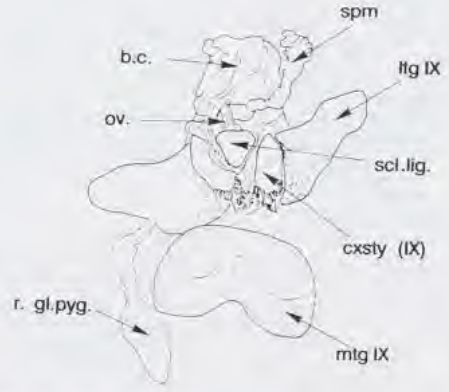


FIG. 192. — Genitalia femelles de *(female genitalia of) Amarotypus edwardsi* Bates (Migadopidae).

Amarotypus edwardsi Bates (fig. 192)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié en « pygidium » qui ferme dorsalement l'extrémité abdominale, plus de deux fois plus long que les tergites précédents et sans apophyses antérieures. Tergite VII indifférencié. Tergite IX très développé, aussi long que large. Face ventrale sans particularités, avec ventrites III et IV fusionnés, séparés par une ligne de suture à peine visible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII fusionnés en un arceau court et transverse à bord postérieur arrondi, la suture à peine décelable en arrière. Deux puissantes apophyses, aussi larges que longues, unilobées, situées aux extrémités latérales de la marge antérieure.

Latérotergites IX assez peu différenciés, à bord postérieur régulièrement arrondi et faiblement pubescent, mais peu sclérifié. Une large apophyse unilobée en avant.

Gonopodes IX dimères, adaptés au fouissage. Gonosubcoxite IX un peu plus large en arrière qu'à la base, sa marge postérieure bordée par une dizaine de macrotriches. Gonocoxite court, large à sa base puis fortement rétréci en pointe à l'apex, avec cinq macrotriches sur sa marge postérieure. Un organe bisétulé non apical.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Ventrite X non sclérifié mais pubescent.

Voies génitales. Oviducte ventral, avec un sclérite situé à sa base entre les gonopodes IX. Vagin différencié en une large bourse copulatrice membraneuse. Un réservoir à conduit large situé ventralement et débouchant à la base de l'oviducte.

Lissopterus quadrinotatus Waterhouse (fig. 195)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII plutôt plus court que les précédents, le VIII au contraire différencié en un grand « pygidium » cependant plus large que long, à bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularités, comme chez les autres représentants de la famille.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII assez allongés, d'une forme analogue à celle du tergite VIII, séparés l'un de l'autre par une zone médiane membraneuse. Chacun prolongé en avant par un assez grand apodème, cependant plus large que long, unilobé.

Latérotergites IX plus longs que larges, leur bord antérieur en lobe allongé à extrémité arrondie. Marge postérieure peu sclérifiée, avec quelques soies éparses.

Gonopodes IX constitués des gonosubcoxites allongés et pubescents. Pas de gonocoxites distincts.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de deux sclérites situés entre les gonopodes IX. Pas de ventrite X visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral. Le vagin constitué de deux poches membraneuses dont la plus dorsale est dilatée en bourse copulatrice. Ni spermathèque, ni formations glandulaires différenciées.

Loxomerus nebrioides (Guérin) (fig. 197)

Abdomen de Type nébridien. Tergite VIII plus long que les précédents, différencié en « pygidium » qui ferme dorsalement l'extrémité abdominale. La ligne médiane membraneuse dans sa moitié antérieure. Tergite VII non différencié. Tergite IX petit mais sclérifié. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence sur le segment IX entre les gonopodes.

Latérotergites VIII contigus, séparés seulement par un fin sillon, formant un arceau ventral à bord postérieur arrondi, d'une taille sensiblement analogue à celle du tergite VIII. Grandes et larges apophyses antérieures unilobées, incurvées vers l'extérieur.

Latérotergites IX différenciés, seule la région antécostale demeure sclérifiée.

Gonopodes IX très spécialisés. Gonosubcoxite de grande taille, allongé mais subrectangulaire et très densément pubescent. Gonocoxite vestigial, glabre, avec un organe bisétulé qui occupe la moitié de sa surface.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de deux baguettes sclérotinisées, situées entre les gonosubcoxites IX, qui soutiennent ventralement l'orifice génital.

Voies génitales. Oviducte ventral. Formations vaginales sous la forme d'une grande bourse copulatrice membraneuse inerme. Une poche annexe à la base de l'oviducte. Pas de glande caractérisée.

Source : MNHN, Paris

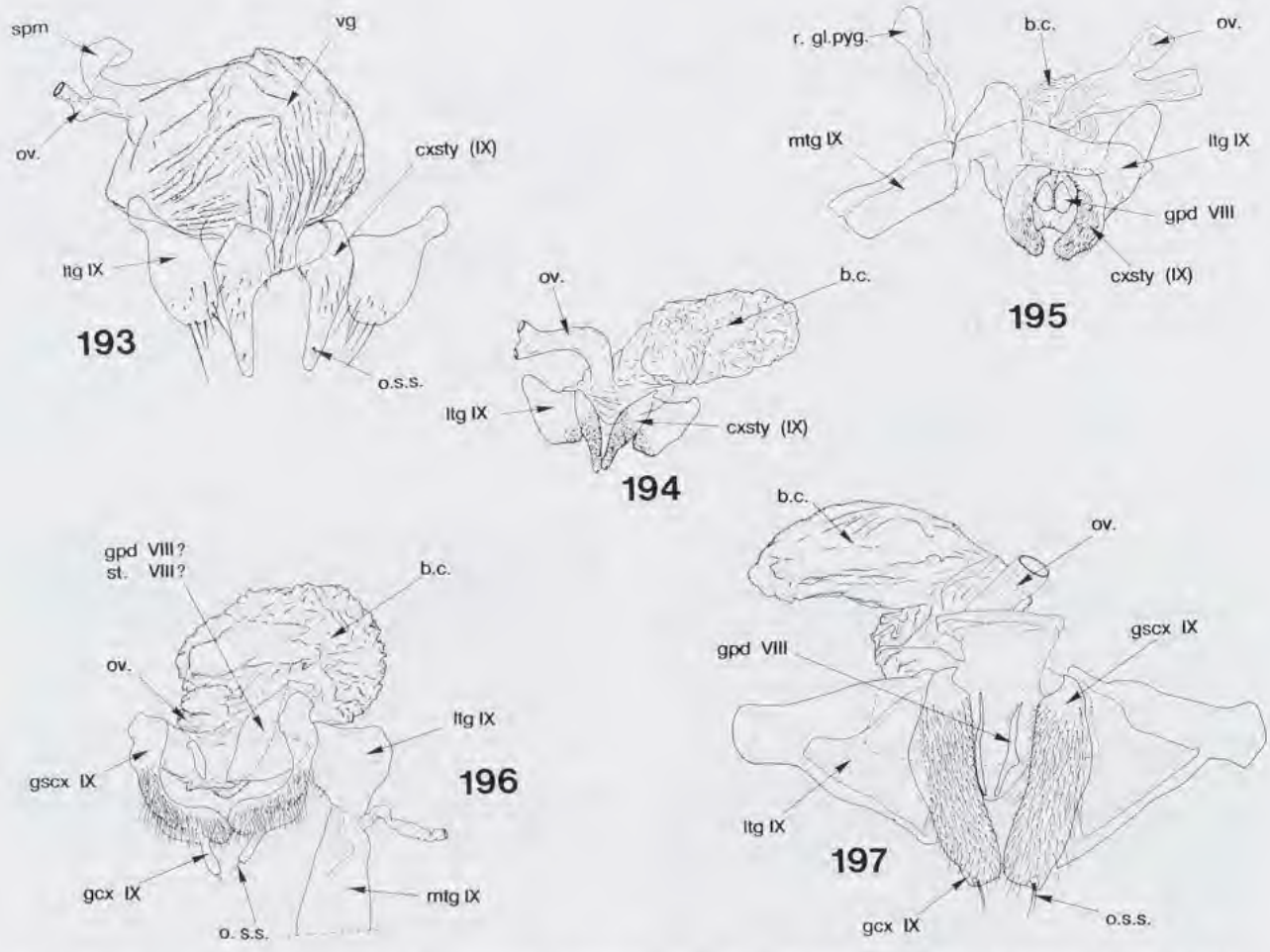


FIG. 193-197. — Genitalia femelles des Migadopidae *(female genitalia of Migadopidae)*. — **193** : *Migadops latus* (Guérin). — **194** : *Monolobus testaceus* Solier. — **195** : *Lissopterus quadrinotatus* Waterhouse. — **196** : *Rhytidognathus ovalis* (Dejean). — **197** : *Loxomerus nebrioides* (Guérin).

Monolobus testaceus Solier (fig. 194)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII formant « pygidium », deux fois plus allongé que le tergite VII, celui-ci non différencié. Pas d'apophyses antérieures. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites IX assez peu sclérifiés, à extrémité postérieure lobée et fortement pubescente. Une apophyse antérieure large, unilobée.

Gonopodes IX fortement pubescents, monomères, sans trace de suture entre le gonosubcoxite et le gonocoxite ; ce dernier digitiforme, plus court et plus étroit. Un organe biséulé subapical.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral avec à sa base une formation faiblement sclérifiée logée entre les gonopodes. Vagin inerme, étroit à la base puis élargi en une volumineuse poche membraneuse formant bourse copulatrice. Ni spermathèque ni glande visibles.

Migadops latus (Guérin) (fig. 193)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié en « pygidium ». Pas d'apophyses antérieures. Tergite VII non différencié, semblable aux tergites précédents. Tergite IX peu allongé mais sclérifié, son bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en apparence au niveau du segment IX, à la base des gonopodes.

Latérotergites VIII contigus mais non fusionnés, séparés par une ligne médiane membraneuse. Bord postérieur de ce synsclérite régulièrement arrondi. Deux apophyses unilobées au niveau de l'antecosta.

Source : MNHN, Paris

Latérotergites IX arrondis en arrière sous la forme de lobes modérément sclérifiés, avec quelques longues soies sensorielles. Une apophyse en languette deux fois plus longue que large en avant.

Gonopodes IX monomères. Gonocoxite fusionné au gonosubcoxite, sans trace visible de suture. Gonosubcoxite cependant plus large que le gonocoxite, celui-ci régulièrement aminci. Assez nombreuses sensilles trichoïdes éparses. Organe bisétulé subapical de petite taille.

Sclérite particulier entre les gonosubcoxites IX, dorsalement par rapport à l'orifice génital. Peut-être doit il être interprété comme le sternite IX (intervalvulae).

Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Vagin différencié sous la forme d'une large bourse copulatrice membraneuse inerme à parois modérément plissées, à l'extrémité antérieure de laquelle, mais plutôt dorsalement, débouche l'oviducte commun. A la base de l'oviducte, ventralement, prend naissance une expansion digitiforme du vagin, qui par sa morphologie rappelle une spermathèque. Pas de formations glandulaires visibles.

Rhytidognathus ovalis (Dejean) (fig. 196)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié et fermant dorsalement l'extrémité abdominale, son bord postérieur arrondi. Tergite VII non différencié. Tergite IX sclérifié, arrondi régulièrement en arrière. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV fusionnés, la suture à peine visible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, le gonopore secondaire ouvert en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII jointifs mais non fusionnés, séparés par une étroite ligne de suture membraneuse. Chacun prolongé en avant par une large mais courte apophyse d'attaches musculaires unilobée.

Latérotergites IX peu sclérifiés, avec quelques longues sensilles trichoïdes. Une large apophyse antérieure.

Gonopodes IX dimères, le gonocoxite séparé du gonosubcoxite par une zone membraneuse. Gonocoxite petit et cylindrique, quatre fois plus long que large, l'organe bisétulé en position apicale. Gonosubcoxites IX très différenciés, pubescents, peu saillants mais leurs bases larges et fortement arquées, se rejoignant dorsalement au dessus de l'orifice génital.

Voies génitales. Oviducte ventral avec plicature basale. Vagin différencié en une large poche ou bourse copulatrice, de forme complexe, la moitié antérieure délimitée par un repli et déportée sur la face ventrale. Une poche annexe à la base de l'oviducte. Pas de glandes distinctes.

Parfois, la membrane de la face ventrale du vagin est sclérifiée et se présente comme un sclérite rubané qui, par sa position, pourrait correspondre au sternite VIII.

Elaphridae

Fig. 198-201

Famille répartie dans la région Holarctique, présentant de nombreux caractères plésiomorphes. Le monophylétisme du groupe est douteux.

L'abdomen est de type nébridien, les glandes défensives associées à l'urite IX. Les gonopodes IX sont dimères, le gonosubcoxite parfois frangé de soies sur sa marge apicale, rappelant par ce caractère les Nebriidae ou le Migadopidae *Amarotypus edwardsi*. Les gonopodes VIII sont absents.

Les voies génitales ectodermiques présentent une volumineuse bourse copulatrice rappelant fortement celle de la famille voisine des Migadopidae. La spermathèque, plus ou moins vermiforme, est cependant toujours présente. Il n'y a pas de formations glandulaires apparentes.

Une petite sclérification lamelliforme est visible à la base du conduit de la spermathèque chez *Elaphrus* (fig. 198).

Espèces étudiées : *Blethisa multipunctata* (L.), *Diachila arctica* (Gyllenhal), *D. polita* (Faldermann), *Elaphrus cupreus* Duftschmidt, *E. riparius* (L.), *E. uliginosus* F.

Blethisa multipunctata (L.) (fig. 199)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII plus étroit mais un peu plus long que les tergites précédents, le bord postérieur arrondi, la surface dorsale pubescente, avec des soies fines. Pas d'apophyses antérieures. De courtes apophyses se différencient au contraire aux extrémités latérales de l'antecosta du tergite VII, non loin des stigmates. Tergite IX très développé, sclérotinisé et pubescent, son bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularités.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert entre les gonopodes, en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus mais non fusionnés, séparément arrondis en arrière, avec chacun un assez court lobe antérieur unilobé. Leur surface ventrale faiblement pubescente.

Latérotergites IX peu sclérotinisés en arrière mais pubescents, avec de très longues soies. Une apophyse large mais courte en avant.

Gonopodes IX montrant distinctement deux parties bien reconnaissables à leurs formes différentes. Gonosubcoxite allongé et pubescent, avec de longues soies semblables à celles des latérotergites IX. Gonocoxite deux fois plus étroit, cylindrique, avec quelques sensilles extrêmement courtes. Un organe bisétulé à l'apex.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Oviducte ventral, avec une plicature basale logée entre les bases des gonosubcoxites IX. Vagin relativement large, plus rétréci en avant, le tégument fortement plissé. Pas de sclérifications. Une longue spermathèque membraneuse étroite, filiforme, à l'extrémité antérieure du vagin. Pas de glande dorsale.

Source : MNHN, Paris

Diachila arctica (Gyllenhal) (fig. 201)

Caractères très proches de ceux de *Blethisa multipunctata* L.

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII un peu plus long que le VII, arrondi en arrière, pubescent, sans apophyses antérieures. Tergite VII indifférencié. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en arrière du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII subrectangulaires, séparés l'un de l'autre par une zone médiane membraneuse. Une courte apophyse latérale.

Latérotergites IX peu différenciés, faiblement pubescents, avec une courte apophyse unilobée dirigée vers le côté externe.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite subconique mais allongé et faiblement pubescent. Gonocoxite plus court et plus étroit, « cylindrique », avec un organe bisétulé à l'apex.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Ventrite X marqué par une faible pubescence.

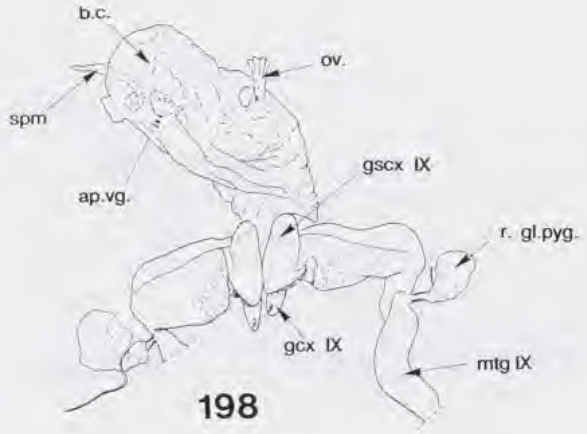
Voies génitales. Oviducte ventral, avec une plicature basale logée entre les gonopodes. Vagin en forme d'une unique bourse copulatrice membraneuse inerme, mais fortement plissée. Un très long canal tubulaire débouchant sur la face dorsale du vagin.

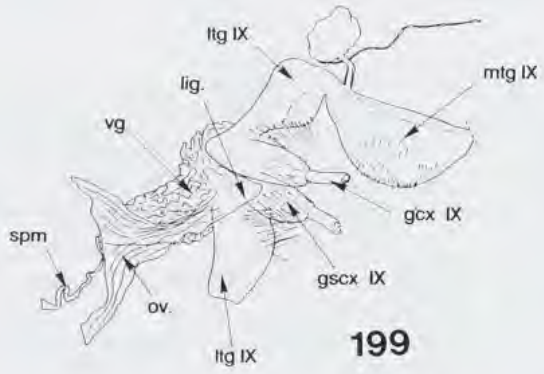
Diachila polita (Faldermann) (fig. 200)

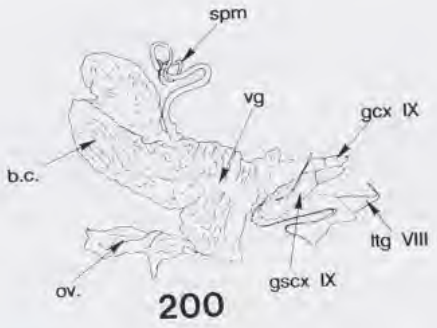
Mêmes caractères que *Diachila arctica* Gyllenhall. Toutefois, gonocoxite non pas de forme cylindrique mais en onglet, avec un organe bisétulé subapical. Vagin différencié en une large bourse copulatrice inerme où l'on peut distinguer deux lobes inégaux séparés par un profond repli transversal. Lobe dorso-antérieur moins volumineux que le lobe basal. Canal tubuliforme inséré sur la face dorsale, juste en arrière du lobe apical.

Elaphrus uliginosus F. (fig. 198)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII pas plus allongé que les précédents, mais différencié : sa marge antérieure avec deux étroites apophyses situées près de la membrane péritrémale; sa marge postérieure avec des processus denticulés très caractéristiques qui en occupent les tiers externes. Tergite VIII plus allongé et à bord postérieur arrondi en demi-cercle. Tergite IX sclérifié mais transverse, le bord postérieur également arrondi. Face ventrale sans particularité.







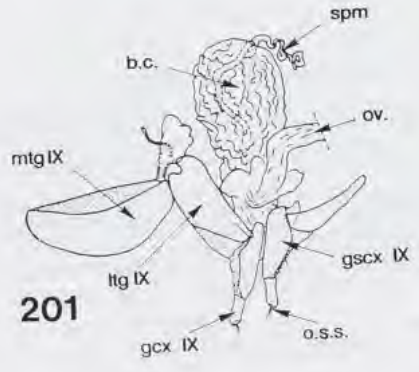


FIG. 198-201. — Genitalia femelles des Elaphridae *(female genitalia of Elaphridae)*. — **198** : *Elaphrus uliginosus* F. — **199** : *Blethisa multipunctata* (L.). — **200** : *Diachila polita* (Faldermann). — **201** : *Diachila arctica* (Gyllenhal).

Source : MNHN, Paris

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence sur l'urite IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII non soudés, seulement juxtaposés, chacun avec une apophyse un peu plus longue que large sur sa marge antérieure.

Latérotergites IX bien distincts, leur marge postérieure peu sclérifiée, avec des sensilles trichoïdes éparses, les régions antérieure et costale davantage sclérotinisées.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite plus long que large, bordé par une rangée de soies marginales sur son extrémité apicale. Gonocoxite plus petit et plus court, en onglet non recourbé, ogivoïde, avec un organe sétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII ni de ventrite X.

Voies génitales. Vagin différencié en une volumineuse poche sacculiforme membraneuse. Spermathèque débouche aux deux-tiers apicaux, près d'un sclérite lamelliforme. Pas de formations glandulaires apparentes.

Loriceridae

Fig. 202-203

Famille Holarctique, composée du seul genre *Loricera*, dans lequel on inclura le genre *Elliptosoma* des Iles Canaries, qui est peu différencié.

Les affinités de cette famille évidemment monophylétique sont incertaines. L'abdomen est de type nébridien. Les gonopodes IX sont dimères, le ventrite X relativement sclérifié.

Les voies génitales femelles ectodermiques montrent un vagin différencié en une « corbeille » aux parois plissées, avec un grand sclérite dorsal aux homologies incomprises. La spermathèque est longue, filiforme. On n'observe pas de formations glandulaires.

Ces genitalia ne permettent pas de connaître les affinités phylogénétiques de la famille, mais présentent un grand intérêt par les nombreuses autapomorphies qu'ils présentent.

Espèces étudiées : *Loricera pilicornis* (F.), *L. wollastoni* Javet.

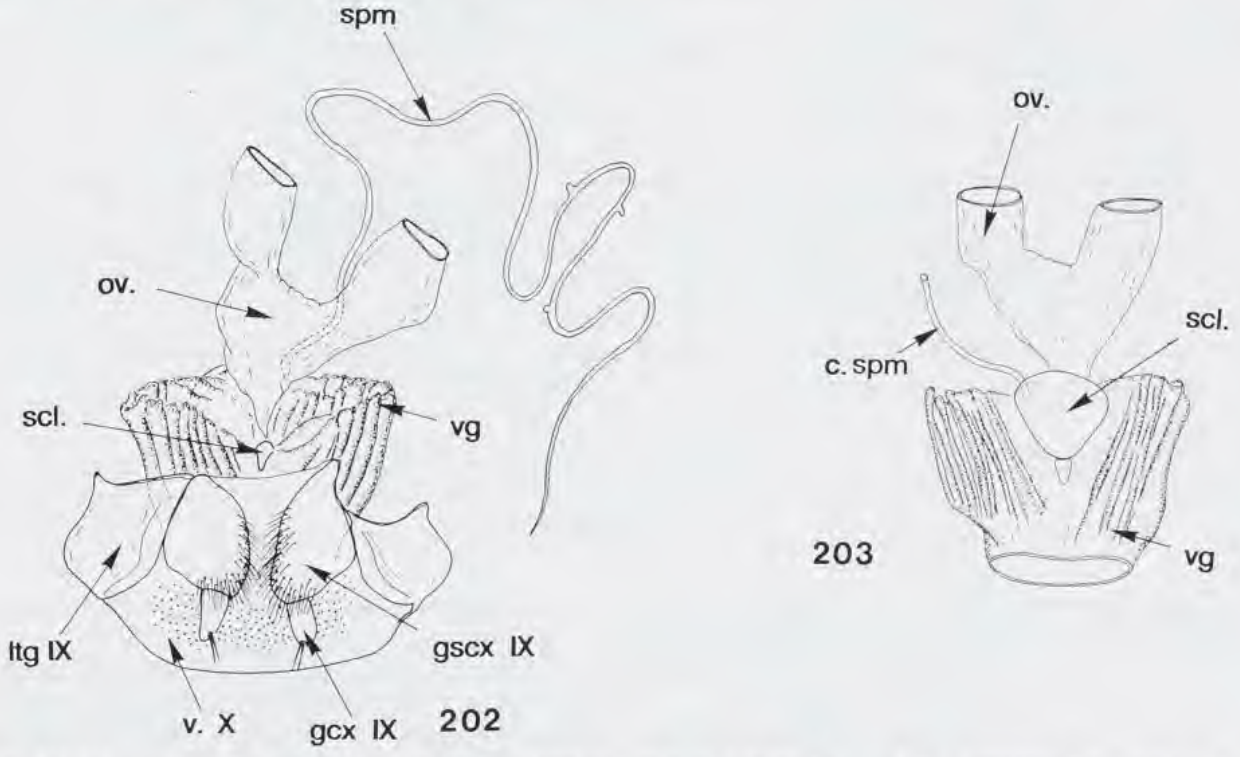


FIG. 202-203. — Genitalia femelle des Loriceridae *(female genitalia of Loriceridae)*. — **202** : *Loricera pilicornis* (F.), face ventrale *(ventral face)*. — **203** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*.

Source : MNHN, Paris

Loricera pilicornis (F.) (fig. 202-203)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII à bord postérieur arrondi, pas plus long que les précédents, avec, surtout dans la partie antérieure, un fin filet médian moins sclérotinisé. Ce dernier caractère s'observe aussi sur les tergites précédents. Tergite IX bien développé, arrondi en arrière, prolongé en avant par deux fortes apophyses unilobées, aussi larges que longues. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII non soudés. Latérotergites IX à bord postérieur lobé et faiblement pubescent, mais peu sclérotinisé. Leur moitié antérieure au contraire fortement sclérifiée, avec une puissante apophyse unilobée à peu près aussi longue que large.

Gonopodes IX avec de larges et courts gonosubcoxites en forme de plaques pubescentes et des gonocoxites plus petits et plus étroits, glabres, avec un organe bisétulé subapical. Gonosubcoxites et gonocoxites fusionnés, mais faciles à séparer par leurs morphologies distinctes.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Ventrite X visible, peu sclérifié mais densément tapissé de soies courtes et larges.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin très large mais court, en forme de corbeille aux parois latérales avec des plis longitudinaux réguliers. Deux sclérites vaginaux : l'un très petit, ventral à la base de l'oviducte, s'intercalant entre les gonosubcoxites IX ; l'autre plus grand, dorsal, en forme de plaque circulaire en avant, très rétrécie en arrière. Le long et fin canal de la spermathèque débouche dans la face antérieure du vagin, c'est-à-dire dans le creux de la corbeille, entre l'oviducte ventral et le sclérite vaginal dorsal.

Loricera wollastoni Javet

Mêmes caractères généraux que *Loricera pilicornis* F.

Cicindidae

Les Cicindidae sont représentés par seulement deux espèces, l'une connue de l'Argentine, l'autre du golfe Persique. Cette aire discontinue témoigne de l'ancienneté de cette lignée, dont les affinités demeurent incertaines.

Une étude morphologique sur cette famille a récemment été publiée par KAVANAUGH & ERWIN (1991), mais sans contenir d'informations sur la structure des derniers médiotergites abdominaux ou sur la position des orifices des glandes « pygidiales ». Il en ressort cependant que les genitalia femelles sont épitopiques, le gonopore secondaire ouvert en arrière du ventrite VIII, situé en apparence entre les gonopodes IX.

Chez les deux espèces, qui sont très proches morphologiquement l'une de l'autre, on observe les caractères suivants :

Latérotergites VIII fusionnés mais partiellement séparés par une échancrure antérieure membraneuse, les apophyses courtes, unilobées. Latérotergites IX à marge postérieure arrondie et sétifère. Gonopodes IX monomères, mais gonosubcoxite et gonocoxite encore individualisés, le premier bordé à l'apex par quelques macrochètes alignés, le second en onglet, avec un organe sétulé subapical. Gonopodes VIII visibles sous la forme de courtes baguettes situées à la base des gonopodes IX. *Voies génitales* : oviducte ventral, vagin dilaté en bourse copulatrice inerme, avec une « spermathèque » tubuliforme mais pas de glande visible.

Compte tenu de l'ensemble des caractères de la famille, on peut supposer que l'abdomen est de type nébridien et les glandes défensives associées à l'urite IX. Il faudra le vérifier.

Hiletidae

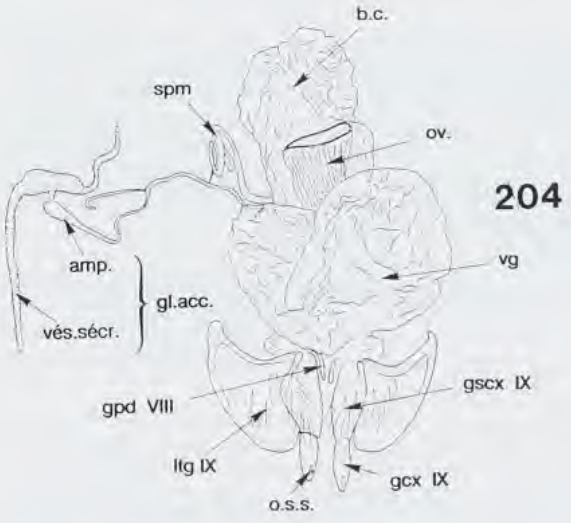
Fig. 204-207

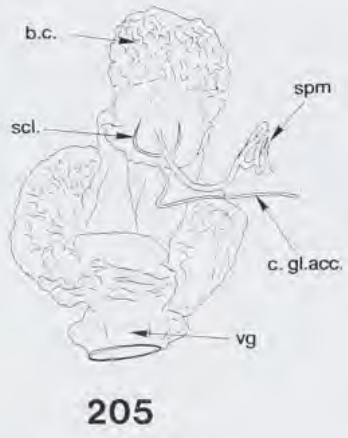
Famille à dispersion gondwanienne, très homogène par ses caractères morphologiques et certainement monophylétique. L'abdomen et les genitalia femelles confirment cette unité.

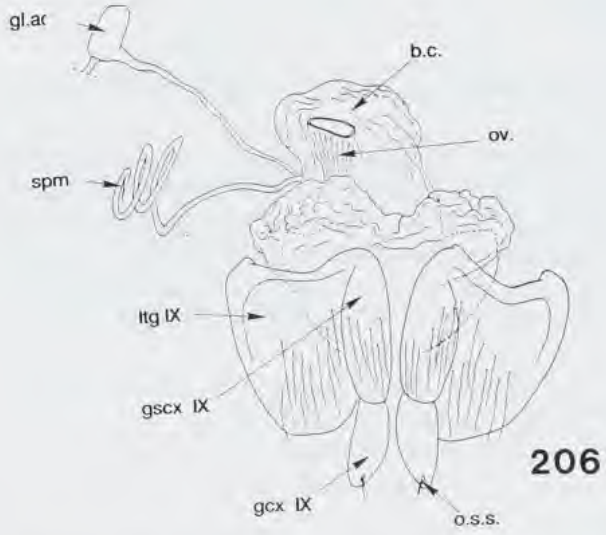
L'abdomen est de type nébridien et les glandes défensives associées à l'urite IX, ce qui place cette famille dans les « Carabiques inférieurs ». Les gonopodes IX sont dimères, le gonosubcoxite toujours fortement pubescent. Les gonopodes VIII sont visibles. Le vagin est dilaté en bourse copulatrice, spermathèque et glande annexe sont insérées sur la face dorsale.

Espèces étudiées : *Eucamaragnathus aterrimus* (Jeannel), *E. suberbiei* (Alluaud), *Hiletus alluaudi* Jeannel, *H. versutus* Schiödte.

Source : MNHN, Paris







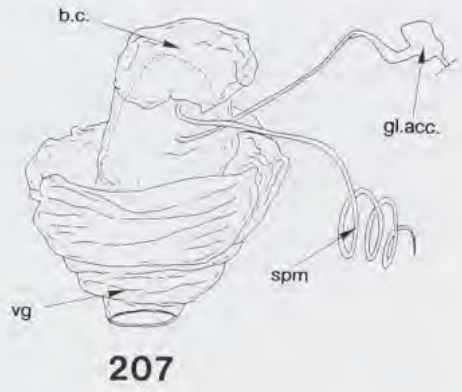


FIG. 204-207. — Genitalia femelles des Hiletidae *(female genitalia of Hiletidae)*. — **204** : *Hiletus versutus* Schiödte, face ventrale *(ventral face)*. — **205** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **206** : *Eucamaragnathus aterrimus* (Jeannel), face ventrale *(ventral face)*. — **207** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*.

Hiletus versutus Schiödte (fig. 204-205)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII nullement différencié, semblable aux précédents. Tergite VIII un peu allongé, mais surtout plus fortement sclérifié et pubescent, sa marge postérieure arrondie en demi-cercle. Pas d'apophyses antérieures. Tergite IX également sclérifié et pubescent, mais subrectangulaire, sa marge postérieure à peu près rectiligne. Face ventrale sans particularités, sinon une faible angulation, sur les côtés, de la marge postérieure des ventrites IV, V et VI. Pointe intercoxale du ventrite II non pas triangulaire, mais à extrémité tronquée et même avec une faible échancrure médiane lui donnant un aspect bilobé. Ventrites III et IV de même longueur, séparés par une ligne de suture rectiligne. Cavités coxales petites et étroites. Ventrite VII dilaté en arrière pour porter le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII assez peu sclérifiés et séparés l'un de l'autre par une zone médiane membraneuse. Chacun prolongé en avant par une apophyse à peine moins longue que large, à extrémité unilobée.

Latérotergites IX non sclérifiés, leurs emplacements cepen-

Source : MNHN, Paris

dant marqués par une pubescence de longues soies. Antecosta étirée en avant et anguleuse.

Gonopodes IX avec gonosubcoxite et gonocoxite bien distincts, mais cependant fusionnés. Gonosubcoxite plus volumineux, plus long que large, avec une pubescence de longues soies identiques à celles du latérotergite. Gonocoxite plus petit, droit, plus ou moins fusiforme, avec un organe plurisétulé subapical.

Gonopodes VIII visibles, accolés contre la face interne des gonopodes IX.

Pas de ventrite X visible.

Voies génitales. Vagin membraneux, avec une partie ventro-basale dilatée en une poche volumineuse arrondie, à l'extrémité antérieure de laquelle débouche l'oviducte commun; et une partie apicale plus étroite formant bourse copulatrice. Sur la face dorsale de cette dernière s'insère une spermathèque tubuliforme et spiralée au milieu d'un sclérite « en fer à cheval ». Non loin, plus postérieurement, débouche le fin et très long canal efférent de la glande accessoire. Vésicule sécrétoire allongée, aux extrémités effilées, au milieu de laquelle prend naissance le canal efférent, d'abord dilaté en ampoule, puis rétréci, filiforme, avec un unique diverticule de même diamètre.

Hiletus alluaudi Jeannel

Abdomen semblable à celui de *H. versutus* Schiödte. Ventrites IV, V et VI avec les mêmes angulations latérales de leurs marges postérieures. *Terminalia* identiques.

Voies génitales. Vagin avec la poche membraneuse ventro-basale un peu moins volumineuse que chez l'espèce précédente. Sclérite « en fer à cheval » remplacé par un bourrelet plus large, à peine sclérotinisé. Glande identique, ainsi que la spermathèque.

Eucamaragnathus aterrimus (Jeannel) (fig. 206-207)

Abdomen et *terminalia* rigoureusement identiques à ceux des deux espèces précédentes, soulignant l'extrême homogénéité de la famille.

Voies génitales. Conduits internes très peu différents de ceux visibles chez *Hiletus*. Vagin avec une poche basale à larges replis transversaux, et une bourse copulatrice apicale plus étroite. Spermathèque et glande accessoire prennent naissance à l'intérieur de l'aire circonscrite par le « sclérite en fer à cheval ».

Promecognathidae

Fig. 208

Petite famille relicte et très homogène, localisée en Amérique du Nord et en Afrique Australe. Certainement monophylétique.

L'abdomen est de type nébridien, les glandes défensives associées à l'urite IX. Les gonopodes IX sont monomères, mais gonosubcoxite et gonocoxite sont distincts. Pas de gonopodes VIII.

L'orifice génital, large, est ouvert en avant des coxostyles, ce qui est remarquable, mais en arrière toutefois de l'urite VIII. Il existe une spermathèque assez volumineuse, mais pas de formations glandulaires apparentes.

Ces caractéristiques des voies génitales femelles, singulières, ne renseignent malheureusement pas sur les affinités de cette famille ancienne.

Espèce étudiée : *Promecognathus laevissimus* (Dejean).

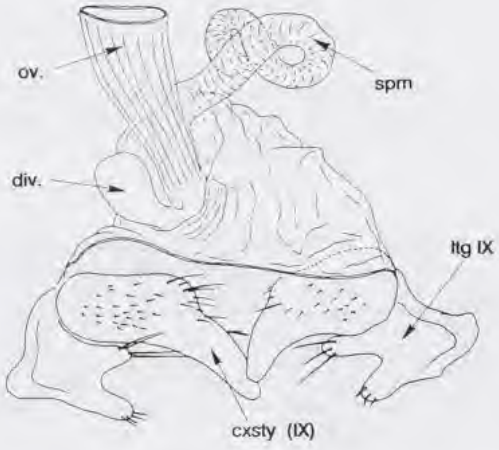


FIG. 208. — Genitalia femelles de *(female genitalia of) Promecognathus laevissimus* (Dejean) (Promecognathidae).

Source : MNHN, Paris

Promecognathus laevissimus (Dejean) (fig. 208)

Abdomen de type nébridien. Tergite IX bien développé et sclérifié, subrectangulaire, avec une frange de soies sensorielles sur sa marge postérieure. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV fusionnés, séparés par un fin sillon sutural.

Terminalia. Genitalia épitopiques, mais à gonopore secondaire ouvert en avant des gonopodes, situé en apparence entre les segments VIII et IX, ce qui est assez remarquable.

Latérotergites IX avec différenciation en arrière de deux lobes terminés chacun par de longues soies sensorielles; l'un dorsal contre la marge latérale du tergite IX; l'autre plus ventral contre le gonosubcoxite IX.

Gonosubcoxite IX et gonocoxite fusionnés mais distincts. Gonosubcoxite plus large et pubescent. Gonocoxite en onglet glabre, avec tout au plus quelques soies sur la face ventrale de la base. Pas d'organe bisétulé.

Pas de gonopodes VIII ni de ventrite X distincts.

Voies génitales. Vagin largement ouvert en avant des gonopodes en une large poche membraneuse plissée formant bourse copulatrice. Pas de sclérifications. Oviducte ventral, la partie ectodermique très longue et étroite. Antérieurement, non loin de la base de l'oviducte, débouche une assez longue poche digitiforme avec de fines rides transversales, qui a les apparences d'une spermathèque.

Scaritidae

Fig. 209-217

Famille cosmopolite, mais certainement d'origine gondwanienne. Très probablement monophylétique.

L'abdomen est d'un type nébridien mal caractérisé, assez plésiomorphe. Le médiotergite VIII n'est guère différencié. Les glandes défensives sont associées à l'urite IX. Les gonopodes IX sont selon les cas dimères ou monomères, souvent spécialisés dans un mode fouisseur, mais toujours de forme allongée. Les gonopodes VIII sont parfois visibles (fig. 212), mais rudimentaires.

Les voies génitales internes présentent dans cette famille une grande diversité de forme, mais il semble que ce soit chez *Pasimachus* (fig. 209, 210) que l'on ait observé la condition la plus plésiomorphe. Le vagin est allongé en bourse copulatrice, l'oviducte ventral, la spermathèque tubuliforme débouche non loin de la base de l'oviducte, il existe une glande accessoire dorsale située à l'extrémité apicale de la bourse copulatrice. L'ensemble possède une symétrie bilatérale. Chez de nombreuses espèces existe une structure enroulée en hélice, soit qu'il s'agisse de la spermathèque, alors filiforme (fig. 212, 217), soit qu'il s'agisse de l'extrémité de la bourse copulatrice (fig. 211). Chez *Brachypelus* peut être observée non pas une glande accessoire, mais une glande annexe fixée sur la capsule de la spermathèque.

Espèces étudiées : *Acanthoscelis ruficornis* (F.), *Brachypelus microphthalmus* Basilewsky, *Clivina fossor* (L.), *C. rugiceps* Klug, *Dyschirius madagascariensis* de Miré, *Pasimachus californicus* Chaudoir, *P. cordicollis* (Chaudoir), *Salcedia perrieri* Fairmaire, *Scarites buparius* (Forster), *S. striatus* Dejean, *S. terricola* Bonelli.

Clivina fossor (L.) (fig. 211)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII allongé, son bord postérieur arrondi, membraneux en avant le long de la ligne médiane ; pas d'apophyses antérieures. Tergite VII non différencié. Tergite IX petit mais sclérifié, subrectangulaire, en forme de languette plus longue que large. Face ventrale sans particularités.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus mais séparés l'un de l'autre par une ligne médiane membraneuse. Chacun avec une apophyse antérieure en lobe aussi long que large.

Latérotergites IX sclérifiés surtout en avant au niveau de l'antecosta. Pas d'apophyse. Bord postérieur arrondi, avec quelques soies sensorielles.

Gonopodes IX monomères, longs et fins, falciformes, régulièrement amincis vers l'arrière et faiblement redressés. Quelques longues soies au niveau du gonosubcoxite. Un organe bisétulé subapical sur le gonocoxite.

Pas de gonopodes VIII visibles. Pas de ventrite X distinct.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin membraneux et large, inerme, prolongé en avant en une bourse copulatrice torsionnée (4,5 tours d'hélice) et à terminaison digitiforme donnant l'apparence d'une spermathèque. Une glande dorsale insérée en arrière du premier tour d'hélice, avec de nombreux canalicules au niveau de la vésicule sécrétoire terminale; un réservoir sacculiforme; un très long canal efférent filamenteux.

Brachypelus microphthalmus Basilewsky (fig. 214-215)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié, plus allongé et plus sclérotinisé que les précédents, son bord postérieur arrondi en demi-cercle. Tergite VII non différencié. Tergite IX développé mais étroit, en languette quadrangulaire plus longue que large. Face ventrale sans particularités, à triangle intermétacoxal réduit, à ventrites III et IV séparés

Source : MNHN, Paris

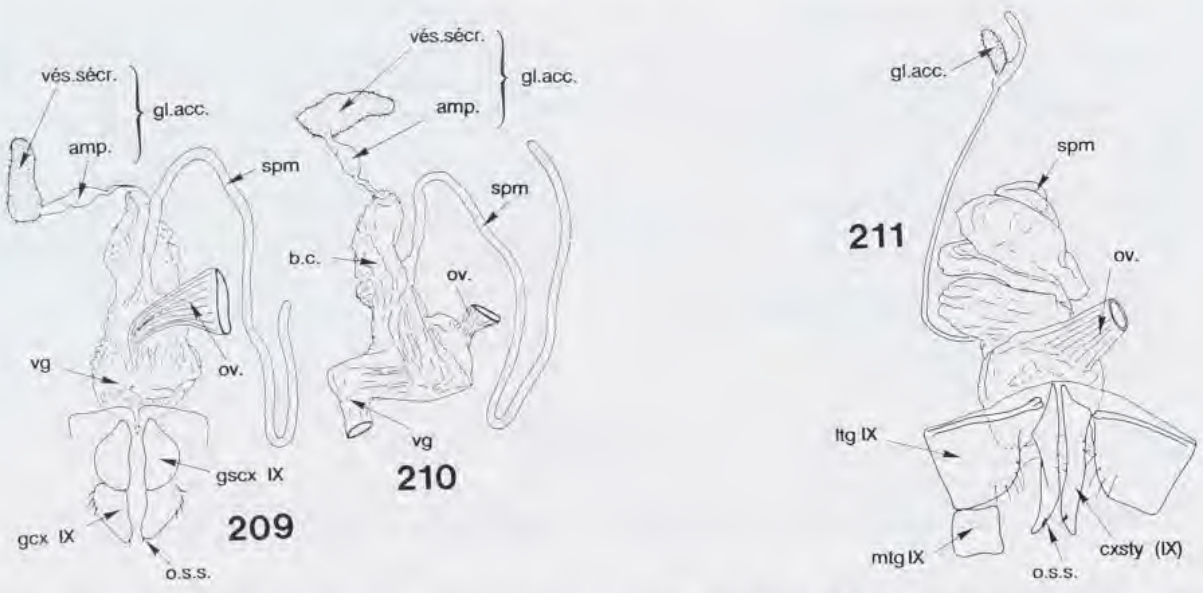


FIG. 209-211. — Genitalia femelles des Scaritidae *(female genitalia of Scaritidae)*. — **209** : *Pasimachus cordicollis* (Chaudoir), face ventrale *(ventral face)*. — **210** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*. — **211** : *Clivina fossor* (L.).

par une ligne de suture peu marquée mais continue et subrectiligne. Ventrite VII dilaté en arrière.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en apparence en arrière des gonopodes IX.

Latérotergites IX peu sclérifiés, à l'exception de la région antécostale, coudée en équerre.

Gonopodes IX monomères, très allongés, avec quelques spicules plus ou moins alignés. Pas de gonopodes VIII visibles.

Voies génitales. Vagin distendu en une bourse copulatrice volumineuse, membraneuse et inerme, à l'extrémité antérieure de laquelle débouchent l'oviducte d'une part, le conduit de la spermathèque d'autre part. Celle-ci complexe, cystoïde, raccordée à une vésicule annexe et à une glande annexe à réservoir effilé.

Scarites terricola Bonelli

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII pubescent, arrondi en arrière et fermant dorsalement l'extrémité abdominale. Pas d'apophyses antérieures. Tergite VII non différencié mais également pubescent. Tergite IX fortement sclérifié, à bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert entre les gonopodes, en apparence au niveau du segment IX.

Latérotergites VIII bien séparés par une zone membraneuse médiane, allongés, avec chacun une apophyse en lobe paramédian.

Latérotergites IX peu différenciés, avec une très large apophyse antérieure arrondie.

Gonopodes IX dimères, allongés. Gonosubcoxite plus petit que le gonocoxite, glabre. Gonocoxite en onglet puissant, avec deux rangées de macrotriches ventraux. Apex finement aminci et redressé.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin large et membraneux, inerme, prolongé en avant en un filament tubulaire extrêmement long, enroulé sur lui-même en nombreux tours d'hélice. Une petite glande dorsale avec un fin canal efférent.

Scarites buparius (Forster) (fig. 212-213)

Mêmes caractères généraux que *S. terricola* Bonelli, les voies génitales femelles identiques. Gonopodes IX un peu différents de forme, à gonocoxite assez allongé, modérément pubescent.

Pasimachus cordicollis (Chaudoir) (fig. 209-210)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII différencié, pubescent et allongé, à extrémité postérieure arrondie, fermant dorsalement l'extrémité abdominale. Pas d'apophyses antérieures. Tergite VII également pubescent mais non différencié. Tergite IX très sclérifié, aussi long que large, sa marge postérieure subrectiligne mais les angles latéraux arrondis. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture fine mais distincte.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII largement séparés par une zone membraneuse; chacun avec une apophyse antérieure assez courte, lobée, située en position latérale.

Latérotergites IX situés non pas dans un plan horizontal en position ventrale, mais dans des plans verticaux parasagittaux. Fortement sclérifiés, avec une très forte et très large apophyse antérieure à marge arrondie.

Gonopodes IX courts, dimères, fortement sclérifiés et transformés en « pelles fouisseuses ». Gonosubcoxite de même taille que le gonocoxite, glabre, avec seulement quelques soies en marge postérieure. Aussi quelques soies en bordure dorsale du gonocoxite. Un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII présents sous la forme de deux courtes baguettes sclérifiées situées à la base des gonocoxites IX, contre leur face interne.

Pas de ventrite X visible.

Source : MNHN, Paris

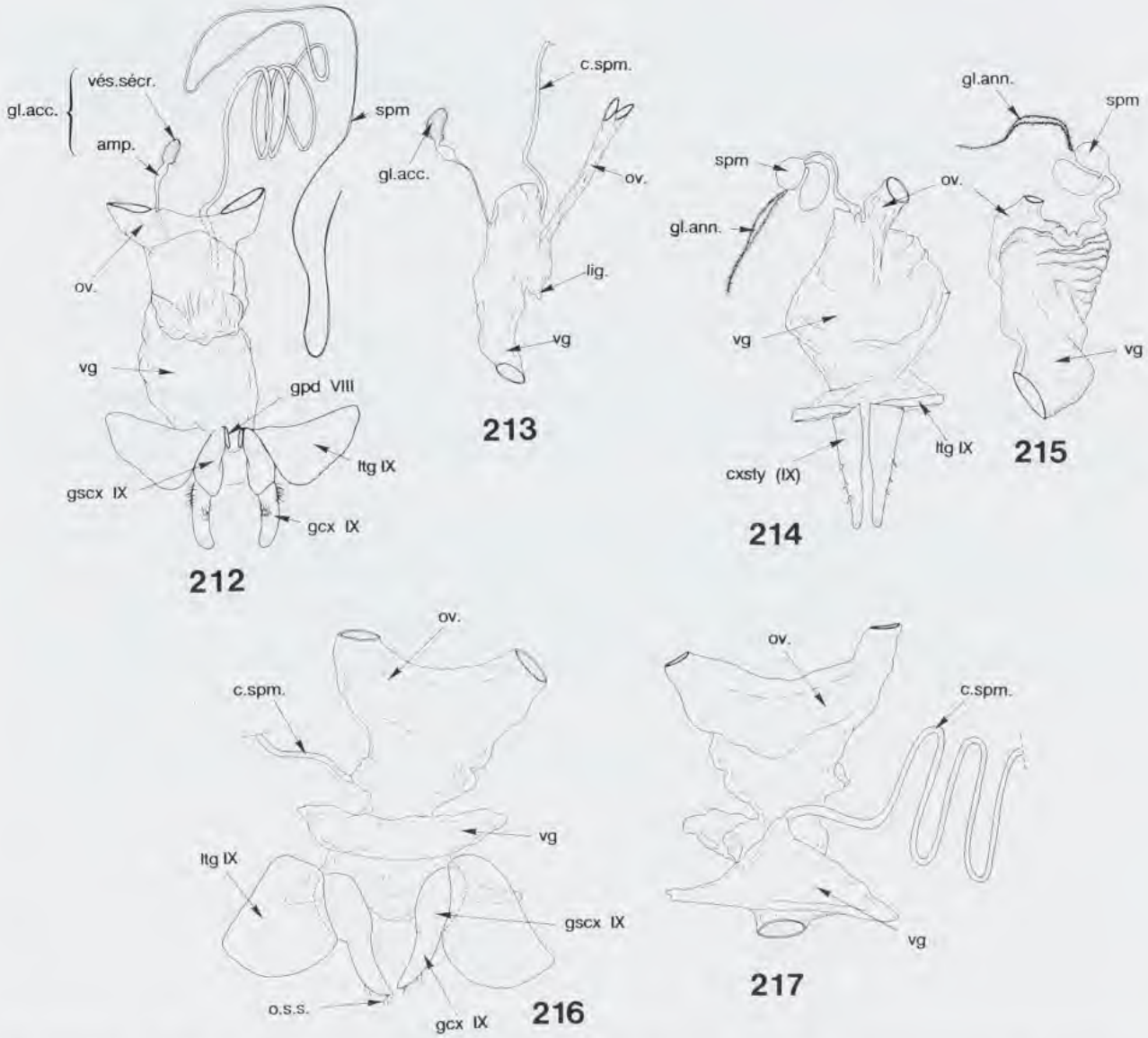


FIG. 212-217. — Genitalia femelles des Scaritidae *(female genitalia of Scaritidae)*. — **212** : *Scarites buparius* (Forster), face ventrale *(ventral face)*. — **213** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*. — **214** : *Brachypelus microphtalmus* Basilewsky, face ventrale *(ventral face)*. — **215** : *Idem*, face latérale gauche *(left side)*. — **216** : *Acanthoscelis ruficornis* (F.), face ventrale *(ventral face)*. — **217** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin membraneux, inerme, coudé au niveau de la base de l'oviducte et différencié en bourse copulatrice, cependant peu large, à son extrémité antérieure. Un long conduit tubulaire sur la face ventrale, ayant l'apparence d'une spermathèque. Une glande à l'extrémité antérieure, avec une vésicule sécrétoire couverte d'un feutrage de canalicules; un réservoir sacculiforme; et un fin canal efférent de longueur moyenne.

Acanthoscelis ruficornis (F.) (fig. 216-217)

Abdomen court et large, de type nébridien. Tergite VIII, le dernier apparent dorsalement, toutefois pas plus allongé que les précédents. Sa marge postérieure cependant arrondie pour se coapter avec le ventrite VII. Fait remarquable au sein de la famille des Scaritidae, les canaux efférents des glandes pygidiales débouchent contre le bord du tergite VIII et non

Source : MNHN, Paris

pas contre celui du tergite IX. Tergite IX petit mais sclérifié, à marge postérieure arrondie. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture visible seulement sur les côtés. Ventrite VII à peine allongé, portant le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en arrière du segment VIII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII pas vraiment jointifs, séparés cependant par un espace étroit. Pas d'apophyses antérieures distinctes.

Latérotergites IX peu sclérifiés, à antecosta coudée en une apophyse arrondie.

Gonopodes IX monomères, lisses, rétrécis en arrière. Gonocoxite digitiforme, faiblement recourbé, avec quelques soies isolées à l'apex.

Pas de gonopode VIII, ni de ventrite X distinct.

Voies génitales. Vagin membraneux inerme, transversalement étiré de chaque côté à la base. Oviducte commun débouchant à l'apex de la face ventrale du vagin. Spermathèque dorsale, insérée non loin de la base de l'oviducte, sous la forme d'un canal lisse extrêmement long, tubuliforme, enroulé en spirale.

Apotomidae

Fig. 218

Famille monogénérique, monophylétique. Le genre *Apotomus* présente une distribution typiquement gondwanienne. Il est représenté en Amérique du Sud (une espèce), en Afrique, en Inde, en Indonésie et en Indochine, mais est absent de la région Océanienne.

L'abdomen est d'un type nébridien mal caractérisé, le médiotergite VIII n'est pas plus allongé que les précédents. Les glandes défensives sont associées à l'urite VIII, à la différence des familles précédentes (sauf Nototylidae). Les gonopodes IX sont dimères. Il n'y a pas de gonopodes VIII visibles.

Les voies génitales femelles présentent un oviducte ventral, avec ligula basalis, une spermathèque située près de la base de l'oviducte, et une glande accessoire avec un très long et très fin canal efférent. L'ampulla de la glande forme un réservoir relativement volumineux.

Les affinités phylogénétiques de cette famille ne sont pas connues avec précision.

Espèces étudiées : *Apotomus chaudoiri* Wollaston, *A. rufithorax* Percheron, *A. rufus* Rossi.

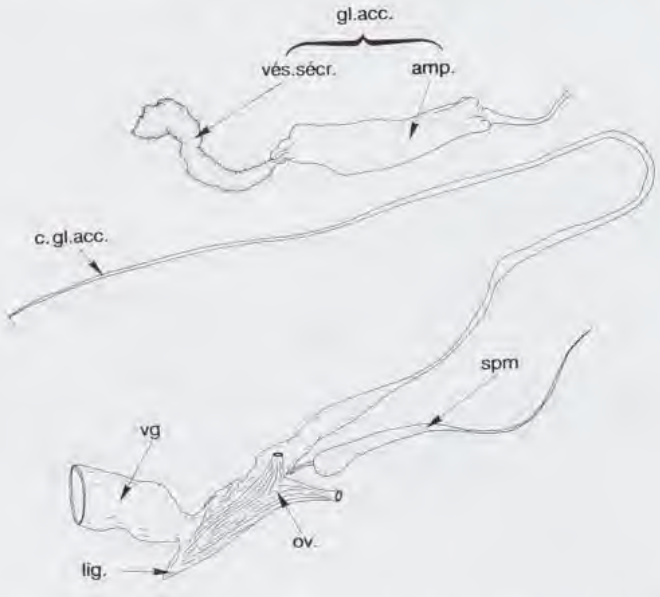


FIG. 218. — Genitalia femelles de *Apotomus chaudoiri* Wollaston (Apotomidae). Glande accessoire, grossie.

FIG. 218. — Female genitalia of Apotomus chaudoiri *Wollaston (Apotomidae). Accessory gland, high magnification.*

Source : MNHN, Paris

Apotomus chaudoiri Wollaston (fig. 218)

Abdomen proche du type nébridien. Tergite VIII cependant pas plus allongé que les précédents, mais plus étroit et à marge postérieure arrondie. Il ferme dorsalement l'extrémité abdominale. Tergite IX en languette quadrangulaire plus longue que large, la moitié basale partiellement recouverte par des lobes dorsaux des latérotergites IX. Face ventrale pubescente, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture visible et rectiligne, mais crénelée. Ventrite VII dilaté en arrière pour porter le postabdomen.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII transverses, séparés l'un de l'autre par un espace membraneux. Extrémité latérale de la marge antérieure étirée en une apophyse étroite mais longue.

Latérotergites IX non pas ventraux mais latéraux, parasagittaux. Deux lobes postérieurs avec quelques soies terminales, l'un ventral situé contre le gonosubcoxite IX, l'autre dorsal, tendant à recouvrir partiellement le médiotergite IX.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite lisse, presque aussi large que long. Gonocoxite à peine plus court mais bien plus étroit, en onglet falciforme, avec un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X.

Voies génitales. Oviducte commun débouchant sur la face ventrale du vagin, avec une nette *ligula basalis*. Spermathèque insérée en avant de l'oviducte, son conduit court et tubulaire, sa capsule piriforme, à extrémité apicale effilée. Vagin totalement membraneux et inerme, effilé à son apex en un canal filiforme extrêmement long, à l'extrémité duquel s'observe une glande à réservoir et vésicule sécrétoire.

Siagonidae

Fig. 219-220

Famille très homogène par tout un ensemble de caractères, très certainement monophylétique, dont la systématique a été revue par LECORDIER (1977). Les Enceladini, représentés par une seule espèce, peuplent le nord de l'Amérique du Sud. Les Lupercini et Siagonini vivent en Asie méridionale et en Afrique.

Chez les femelles, l'abdomen est de type carabidien; les glandes défensives sont associées à l'urite IX. Dans le genre *Siagona*, les médiotergites préabdominaux sont prolongés chacun par une paire d'apophyses d'attache musculaire liées à la formation du tube de ponte télescopique. Les gonopodes IX sont dimères; les gonopodes VIII présents chez *Luperca*, absents chez *Siagona*. De plus, le postabdomen des femelles de Lupercini est caractérisé par la présence d'un septum membraneux médian qui relie les marges internes des latérotergites VIII aux gonopodes VIII (fig. 219). Ce caractère est un excellent témoignage du processus morphogénétique de mise en place des genitalia épitopiques.

Les voies génitales ectodermiques des femelles présentent une spermathèque, mais pas de formations glandulaires apparentes.

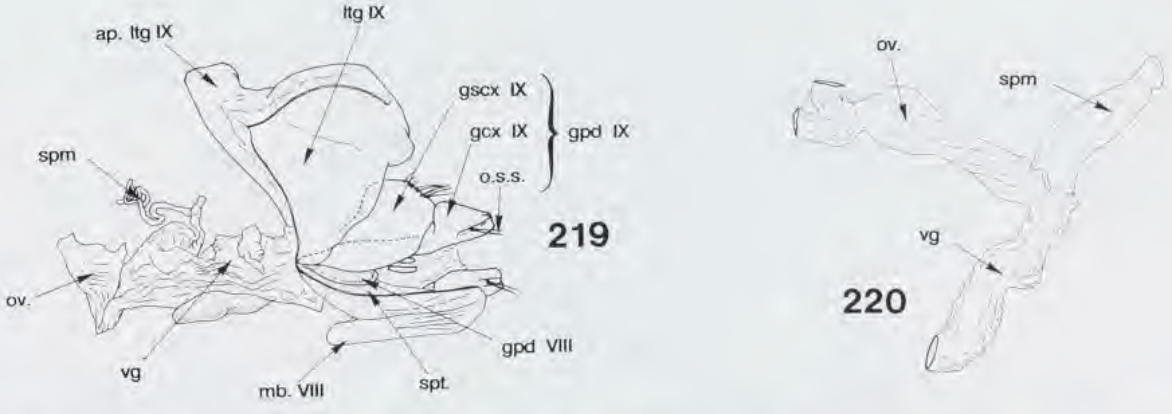


FIG. 219-220. — Genitalia femelles des Siagonidae. — **219** : *Luperca goryi* (Guérin). Vue latéroventrale après ablation de l'urite VIII. Remarquer la présence d'un septum sagittal reliant les marges postérieures membraneuses réfléchies du ventrite VIII aux gonopodes VIII. — **220** : *Siagona brunnipes* Dejean.

FIGS 219-220. — Female genitalia of Siagonidae. — **219** : Luperca goryi *Guérin. Latero-ventral view after removal of the urite VIII. Note the presence of a sagittal septum connecting the reflexed membraneous posterior margins of ventrite VIII to gonopods VIII.* — **220** : Siagona brunnipes *Dejean.*

Source : MNHN, Paris

Chez le mâle des Siagonidae, le médiotergite X est présent, individualisé, et a subi une rotation semble-t-il en rapport avec la rotation de l'édéage. Il s'agit là d'un argument supplémentaire pour attribuer au segment X l'origine de l'édéage pour sa plus grande partie.

Espèces étudiées : *Enceladus gigas* Bonelli, *Luperca goryi* (Guérin), *Siagona brunnipes* Dejean, *S. rufipes* (F.).

Luperca goryi (Guérin) (fig. 219)

Abdomen de type carabidien. Tergite VII allongé, invaginé sous le tergite VI d'un quart de sa longueur, mais sans apophyses antérieures. Tergite VIII également allongé, mais plus étroit que le précédent, sans apophyses. Tergite IX visible dorsalement, non entièrement invaginé sous le tergite VIII, sa marge postérieure frangée de soies, puis prolongé en arrière en un lobe peu sclérifié qui semble correspondre au tergite X. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture à peine perceptible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes. Remarquable est la présence chez cette espèce, de deux intervalvulae sous la forme de deux sclérites sclérotinisés entre les gonosubcoxites IX.

Latérotergites VIII soudés médianement, formant un arceau abdominal unique aussi long que large, arrondi en arrière, chaque latérotergite prolongé en avant par une longue apophyse étroite, aussi longue que le latérotergite lui-même. A ce niveau, la « membrane intersegmentaire VIII-IX », qui correspond en fait à l'extrémité postérieure, membraneuse et réfléchie, du champ segmentaire VIII, présente un repli sagittal qui va directement au contact des gonosubcoxites VIII. Ce repli illustre la participation du sternite VIII à la formation du vagin.

Latérotergites IX de fortes dimensions, situés en position latérale et prolongés en avant par une assez longue apophyse.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite de grande taille, pubescent. Gonocoxite plus petit, en palette à peine plus longue que large, avec un organe bisétulé.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de barrettes sclérifiées accolées à la base des gonosubcoxites IX.

Deux autres sclérites semblables sont situés entre les gonopodes VIII, non pas ventralement, mais dorsalement par rapport à l'ouverture du vagin. Ils sont interprétés ici comme des intervalvulae, c'est-à-dire des vestiges de l'eusternite IX.

Ventrite X non distinct.

Voies génitales. Vagin modérément élargi, avec une poche secondaire membraneuse très caractéristique située latéralement sur le côté droit. Oviducte commun ventral, longuement fusionné au vagin, avec une *ligula basalis* qui s'intercale entre les latérotergites VIII, plus ventralement que ceux-ci, c'est-à-dire plus antérieurement. Pas de sclérifications. « Spermathèque » sous la forme d'un long conduit tubulaire qui débouche dorsalement ou à peine dévié sur le côté gauche, non loin de la base de l'oviducte.

Siagona brunnipes Dejean (fig. 220)

Abdomen de type carabidien. Tergite VII plus allongé que le VI. Tergite VIII également plus allongé, invaginé d'un quart sous le tergite VII, sans apophyses antérieures. Tergite IX visible dorsalement, non entièrement invaginé sous le VIII, étroit et caréné, terminé en arrière par deux lobes frangés de macrotriches dont il est difficile d'affirmer qu'ils n'appartiennent pas au tergum X. Tergites II à VI prolongés en avant par deux apophyses, d'autant plus longues et dilatées à leur extrémité qu'elles appartiennent à un tergite postérieur. Face ventrale sans particularité, la ligne de suture peu visible, presque totalement effacée au milieu.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII contigus, formant un arceau abdominal aussi long que large, à bord postérieur arrondi en arc de cercle. Chaque latérotergite prolongé en avant par une très longue et étroite apophyse.

Latérotergites IX fortement sclérifiés, situés en position latérale, prolongés à leur extrémité ventrale, près du gonopode, par une apophyse antérieure en baguette extrêmement longue, trois fois plus longue que le latérotergite lui-même.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite large et pubescent, son rebord antéro-interne prolongé par un très long et fin apodème. Gonocoxite petit mais large, arrondi en arrière, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII absents. Ventrite X non visible.

Voies génitales. Vagin assez long et étroit, nullement élargi en bourse copulatrice, ses parois membraneuses fortement plissées, comme « fripées ». Oviducte ventral, débouchant non loin de l'extrémité antérieure du vagin où est située la « spermathèque » sous la forme d'une vésicule allongée. Une petite glande accessoire, avec un fin canal, située sur la face ventrale du vagin.

Siagona rufipes (F.)

Mêmes caractères que *S. brunnipes* Dejean.

Melaenidae

Fig. 221-223

Famille comportant deux genres africains, asiatiques et sud-américains. L'abdomen est du type nébridien, mais le médiotergite VIII faiblement invaginé, avec (*Melaenus*) ou sans (*Cymbionotum*) prolongements apophysaires sur sa marge antérieure. Chez *Melaenus*, les glandes défensives sont associées à l'urite IX, mais elles sont proches de l'urite VIII dans le genre *Cymbionotum*.

A cette hétérogénéité de structures, on comprend que le monophylétisme de la famille n'est pas certain. Il est probable cependant, comme tendrait à l'indiquer les caractères des genitalia femelles internes.

Source : MNHN, Paris

FIG. 221. — Genitalia femelles de *(female genitalia of) Cymbionotum basale* (Dejean) (Melaenidae).

Source : MNHN, Paris

Les gonopodes IX sont dimères; les gonopodes VIII absents. Les voies génitales présentent un vagin sacculaire à parois minces, non plissées, à l'extrémité apicale duquel débouche l'oviducte. La spermathèque est plus ou moins allongée, renforcée (fig. 223) ou non (fig. 222) d'un sclérite filiforme, et terminée par un fin filament membraneux.

Espèces étudiées : *Cymbionotum basale* (Dejean), *C. fasciatum* (Dejean), *Melaenus elegans* Dejean.

Melaenus elegans Dejean (fig. 222)

Abdomen proche du type nébridien, mais à tergite VIII en partie invaginé, du quart de sa longueur, et muni de deux apophyses antérieures en baguettes longues et fines. Tergite VII n'est nullement différencié, pas plus allongé que le VI. Tergite IX sclérifié, en languette plus longue que large. Face ventrale marquée par de fortes ponctuations, les ventrites III et IV fusionnés, la ligne de suture à peine perceptible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, le gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus et soudés pour former un arceau transverse et peu allongé, beaucoup plus large que long, prolongé en avant, sur les côtés des marges antérieures, par deux apophyses en languettes étroites.

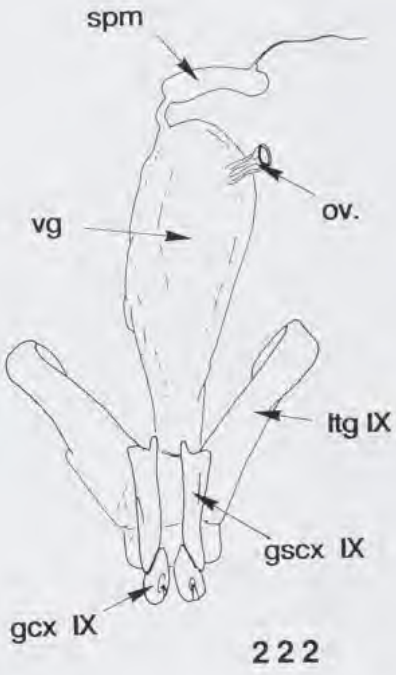
Latérotergites IX dont seules sont sclérifiées les antecostae, étirées en avant et anguleusement recourbées.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite allongé. Gonocoxite plus petit et court, en palette arrondie, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII sous la forme de barrettes longues et fines entre les gonosubcoxites IX.

Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Vagin sous la forme d'une volumineuse poche membraneuse inerme, à tégument non plissé. Oviducte ventral, peu éloigné de l'extrémité antérieure où est située la spermathèque. Celle-ci avec un court conduit et un réservoir incurvé, à l'extrémité duquel débouche un long et très fin canal filiforme.



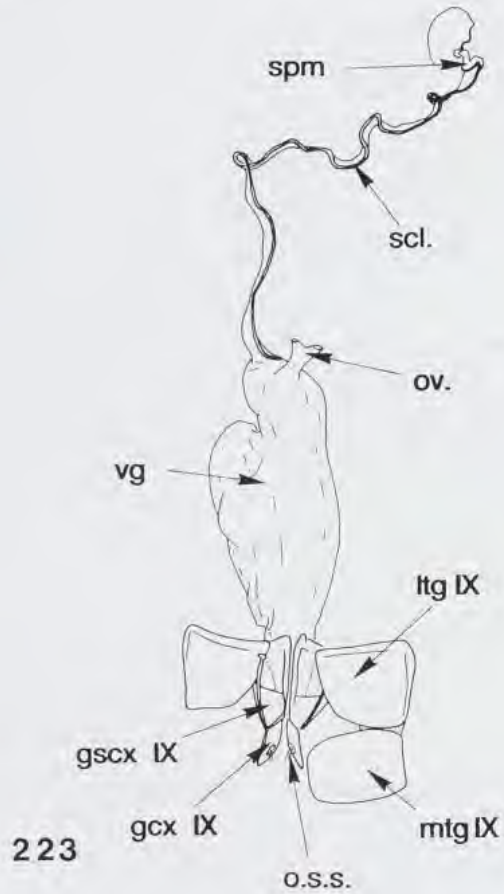


FIG. 222-223. — Genitalia femelles des Melaenidae *(female genitalia of Melaenidae)*. — **222** : *Melaenus elegans* Dejean. — **223** : *Cymbionotum basale* Dejean.

Source : MNHN, Paris

Cymbionotum basale (Dejean) (fig. 221-223)

Abdomen de type nébridien. Tergite VIII allongé et « fermant » dorsalement l'extrémité abdominale, sans trace d'apophyses antérieures. Cependant à peine plus long que le tergite VII. Tergite IX sclérifié, en languette quadrangulaire étroite, plus longue que large. Face ventrale pubescente, à ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture à peine perceptible, mais rectiligne. Ventrite VII à peine plus allongé que les précédents, mais arrondi en demi-cercle en arrière.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en arrière de l'urite IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII contigus, mais non soudés, chacun séparément arrondi en arrière en un lobe étroit avec quelques soies marginales. Apophyses antérieures en situations latérales, divergentes vers l'avant, la marge antérieure des latérotergites formant un « V » caractéristique.

Latérotergites IX peu sclérifiés à l'exception de leur région costale coudée en équerre.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite développé, plus long que large, avec quelques soies sur la face latérale externe. Gonocoxite à extrémité tronquée. Organe bisétulé très distinct.

Voies génitales. Vagin dilaté en une volumineuse poche à fine paroi membraneuse. A l'extrémité de celle-ci débouche un très long conduit également membraneux, mais soustendu par un sclérite filiforme qui se dédouble à son extrémité apicale, juste avant que le conduit ne se prolonge en un filament effilé et ténu.

Psydridae

Fig. 224-234

Famille cosmopolite, hétérogène et sans doute polyphylétique. De nombreuses lignées sont propres à la région Australienne.

Chez *Nomius*, l'abdomen est de type nébridien. Chez *Psydrus*, il est d'un type nébridien mal caractérisé, les médiotergites VII et VIII étant faiblement invaginés dans les précédents. Chez les autres espèces, l'abdomen est de type harpalidien, avec deux courtes languettes apophysaires non carénées sur la marge antérieure du médiotergite VIII. Chez *Melisodera*, l'abdomen est encore très proche du type nébridien.

Les glandes défensives sont associées à l'urite IX chez *Psydrus* et *Nomius*, mais sont proches de l'urite VIII chez toutes les autres espèces étudiées.

Les gonopodes IX sont dimères, les gonopodes VIII souvent visibles (fig. 224, 227, 230, 233). La spermathèque est toujours présente, parfois insérée plus ventralement que l'oviducte (fig. 230 à 234). Une glande annexe existe chez *Psydrus* (fig. 224 à 226), mais est absente chez *Nomius* (fig. 227 à 229) et chez quelques autres genres (fig. 230, 231). La présence d'une glande annexe sur la spermathèque est de règle dans de nombreuses lignées australiennes (fig. 232 à 234).

Espèces étudiées : *Amblytelus curtus* (F.), *Celandia montana* Castelnau, *Mecyclothorax ambiguus* (Erichson), *M. najtae* Deuve, *Melisodera piceipennis* Westwood, *M. victoriae* Castelnau, *Nomius madagascariensis* Basilewsky, *N. pygmaeus* (Dejean), *Psydrus piceus* Leconte, *P. rufipes* Sloane, *Tarasthetus puncticollis* Sharp, *Tropidopterus catapileanus* Jeannel.

Psydrus piceus Leconte (fig. 224-226)

Abdomen proche du type nébridien, mais à tergites VII et VIII faiblement invaginés sous les précédents, sans apophyses antérieures. Tergite VII nullement allongé. Tergite IX sclérifié, à bord postérieur arrondi en arc de cercle. Face ventrale sans particularités.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en apparence au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites IX sclérifiés, leur bord postérieur avec un alignement de 4 à 6 longues soies sensorielles et un lobe terminal situé contre le gonopode IX, muni d'une touffe de soies à l'apex, dont on peut suspecter qu'il appartienne au segment X.

Gonopodes IX avec gonocoxite fusionné au gonosubcoxite, mais les deux parties très distinctes par leur morphologie. Gonosubcoxite plus long que large, modérément pubescent, avec quatre macrotriches sur la marge externe, deux sur la marge interne. Gonocoxite petit, en onglet, avec un organe bisétulé en position médiane.

Gonopodes VIII sous la forme de deux baguettes sclérifiées contre la base des gonosubcoxites IX.

Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin membraneux, prolongé en une courte poche copulatrice recourbée dorsalement en avant de l'oviducte. Une apophyse sclérifiée étroite mais saillante en forme de lame, située sur la face dorsale en arrière de l'insertion de la glande. Spermathèque vermiforme, débouchant à l'extrémité antérieure du vagin. Glande dorsale, avec un très fin canal collecteur, surtout dans la partie basale. Une vésicule sécrétoire allongée à l'apex.

Nomius pygmaeus (Dejean) (fig. 227-229)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII pas plus allongé que les précédents. Tergite VIII différencié en « pygidium » à bord postérieur arrondi en demi-cercle, nullement invaginé. Pas d'apophyses antérieures. Tergite IX développé, son bord postérieur également arrondi. Face ventrale sans particulari-

Source : MNHN, Paris

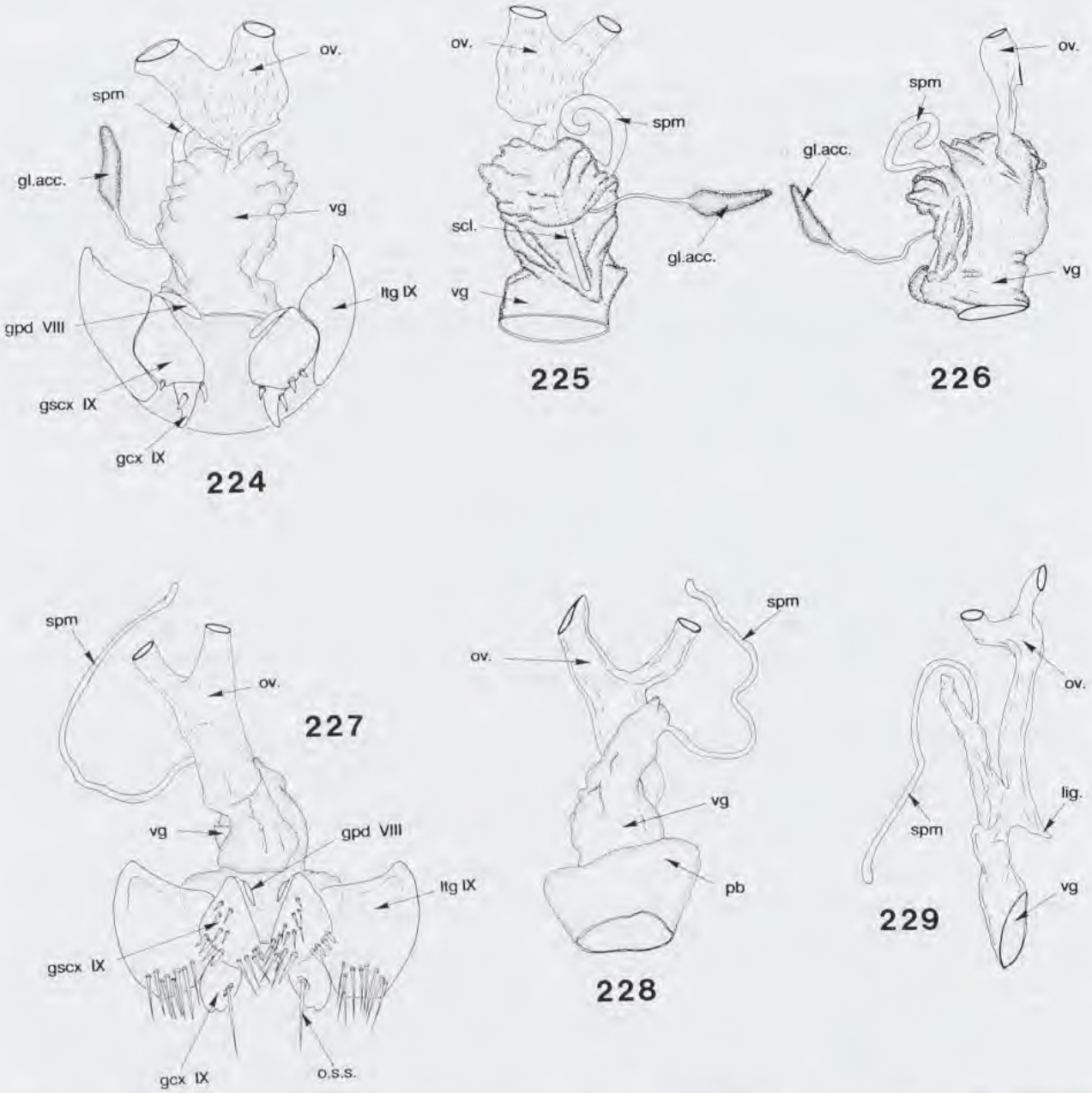


FIG. 224-229. — Genitalia femelles des Psydridae *(female genitalia of Psydridae)*. — **224** : *Psydrus piceus* Leconte, face ventrale *(ventral face)*. — **225** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **226** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*. — **227** : *Nomius pygmaeus* (Dejean), face ventrale *(ventral face)*. — **228** : *Idem*, face dorsale *(dorsal face)*. — **229** : *Idem*, face latérale droite *(right side)*.

Source : MNHN, Paris

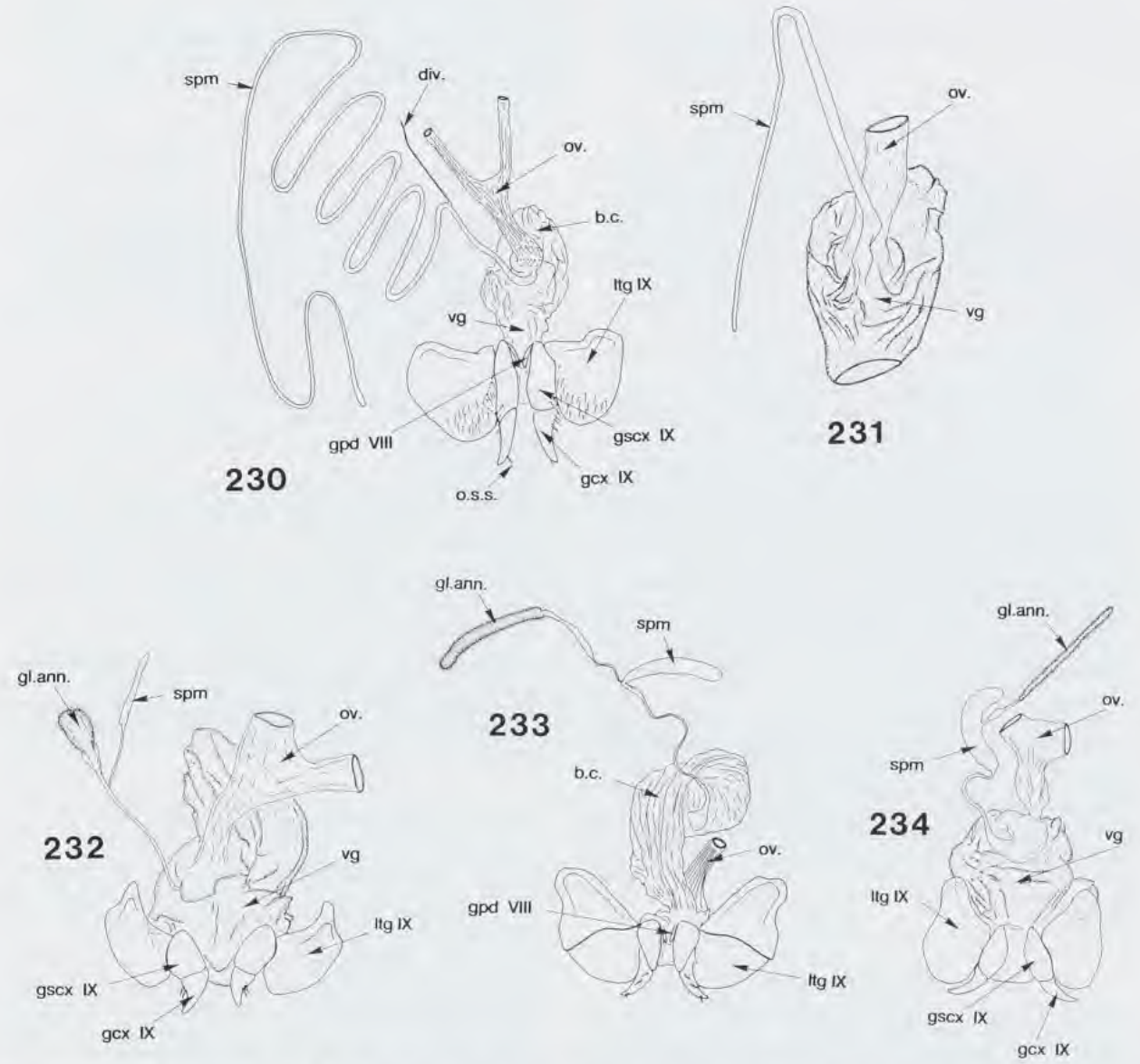


FIG. 230-234. — Genitalia femelles des Psydridae *(female genitalia of Psydridae)*. — **230** : *Celandia montana* Castelnau. — **231** : *Melisodera victoriae* Castelnau. — **232** : *Tropidopterus catapileanus* Jeannel. — **233** : *Mecyclothorax ambiguus* (Erichson). — **234** : *Amblytelus curtus* (F.).

tés, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture distincte, rectiligne.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus mais séparés, non soudés, chacun isolément arrondi en arrière, avec une frange de longues soies.

Latérotergites IX peu différenciés, situés dans un plan horizontal ventral. La marge postérieure faiblement sclérifiée mais pubescente. Une apophyse antérieure en lobe aussi long que large.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite court, pubescent. Une rangée de quatre ou cinq forts macrotriches sur sa marge postérieure externe. Gonocoxite différencié en large palette bilobée. Un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de deux baguettes sclérifiées situées à la base des gonopodes IX.

Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Vagin membraneux, court, prolongé en avant en une bourse copulatrice plus étroite. Oviducte ventral avec une large plicature basale située à proximité des gonopodes. A la base de l'oviducte débouche le long canal tubulaire de la spermathèque. Pas de glande.

Source : MNHN, Paris

Nomius madagascariensis Basilewsky

Espèce extrêmement voisine de la précédente. L'abdomen et les voies génitales de la femelle présentent des caractères identiques.

Amblytelus curtus (F.) (fig. 233)

Abdomen de type nébridien. Tergite VII allongé et sclérifié. Tergite VIII faiblement invaginé, avec deux apophyses antérieures en languettes plus longues que larges, renforcée chacune par une ligne médiane peu perceptible. Le bord postérieur arrondi. Tergite IX sclérifié, arrondi en arrière. Face ventrale sans particularité, les ventrites III et IV soudés mais séparés par une ligne de suture très distincte et rectiligne.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus, formant synsclérite, mais avec un assez fin liséré membraneux médian. Apophyses antérieures en languettes unilobées aussi longues que larges.

Latérotergites IX à marge postérieure arrondie en bourrelet et tapissée de courtes sensilles trichoïdes. Antecosta seule sclérifiée en avant, formant un anneau caractéristique.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite à peine plus long que large, avec trois macrotriches alignés en marge ventrale. Gonocoxite en onglet falciforme, avec deux macrotriches sur la marge ventrale et un unique plus postérieur sur la marge dorsale. Un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII rudimentaires, sous la forme de courtes languettes sclérifiées à la base des gonopodes IX.

Ventrite X visible sous la forme de deux bourrelets pubescents situés sous l'anus.

Voies génitales. Oviducte débouchant non loin de la base du vagin mais latéralement, sur le côté gauche, par suite d'une torsion de ce dernier. Vagin différencié en une volumineuse bourse copulatrice inerme, à parois fortement plissées. A mi-distance entre l'extrémité antérieure du vagin et la base de l'oviducte, prend naissance le canal efférent fin et relativement long de la spermathèque ; celle-ci sous la forme d'une capsule digitiforme. A la jonction du canal et de la capsule débouche une très longue et très fine vésicule sécrétoire tubuliforme.

Mecyclothorax ambiguus (Erichson) (fig. 234)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VII à peine plus long que le VI. Tergite VIII peu invaginé, mais avec deux apophyses antérieures courtes. Tergite IX peu différencié, sclérifié, à bord postérieur régulièrement arrondi. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture bien nette, rectiligne. Ligne de séparation des ventrites II et III présentant latéralement une double coudure sinueuse.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII soudés, formant synsclérite, avec deux apophyses antérieures en languettes plus longues que larges, leur extrémité antérieure modérément élargie en palette.

Latérotergites IX en plaques sclérifiées avec en avant une apophyse en languette aussi longue que large.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite modérément allongé. Gonocoxite en onglet falciforme, glabre, avec un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII visibles. Ventrite X marqué seulement par une faible pubescence.

Voies génitales. Oviducte non pas ventral mais terminal, situé à l'extrémité antérieure du vagin. Ce dernier large et membraneux, inerme. Près de la base de l'oviducte commun, mais plus ventralement, débouche le canal efférent de la spermathèque, avec une capsule digitiforme et lisse, incurvée. Une glande avec une longue vésicule sécrétoire et un fin canal efférent est insérée au milieu de la face concave de la capsule.

Melisodera victoriae Castelnau (fig. 231)

Abdomen d'un type harpalidien peu caractérisé, encore très proche du type nébridien. Tergite VII peu différencié, à peine plus allongé que le tergite VI. Tergite VIII à peine invaginé, avec deux très courtes apophyses antérieures. Tergite IX sclérifié, son bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularités, les ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture effacée dans sa partie médiane.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus mais séparés par une étroite zone médiane membraneuse. Deux courtes apophyses situées latéralement.

Latérotergites IX peu sclérifiés, à marge postérieure pubescente. Une courte mais assez large apophyse antérieure arrondie.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite ovalaire, sa face externe moins sclérifiée, avec une touffe de quelques soies. Gonocoxite en onglet allongé. Un organe sétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Vagin membraneux, sans sclérifications, élargi en corbeille à concavité ventrale. Oviducte et le long canal tubulaire de la spermathèque prennent naissance conjointement au fond de cette corbeille, mais le canal plus ventral que l'oviducte. Pas de glande.

Celandia montana Castelnau (fig. 230)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VII plus allongé que le tergite VI. Tergite VIII de moitié invaginé, avec deux assez courtes apophyses antérieures non carénées. Tergite IX bien développé, à bord postérieur arrondi en demi-cercle. Face ventrale sans particularité.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus mais séparés par une ligne membraneuse, chacun avec une apophyse antérieure en court lobe situé latéralement.

Latérotergites IX en plaques peu sclérifiées mais faiblement pubescentes, arrondies en arrière. Une apophyse antérieure en court lobe arrondi.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite à peine plus long que large, avec une à trois soies sur sa face ventrale. Gonocoxite en onglet allongé, avec deux ou trois macrotriches alignés sur la face externe. Un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII non sclérifiés. Ventrite X modérément pubescent.

Voies génitales. Vagin membraneux inerme montrant deux parties : une poche principale dorsale formant bourse copulatrice; une poche plus petite greffée sur la face ventrale de la première, à l'extrémité de laquelle débouche l'oviducte commun. Spermathèque sous la forme d'un très long conduit tubulaire inséré à la base de l'oviducte mais ventralement à celui-ci, faiblement déporté sur le côté droit. Un canal plus fin prend naissance sur le conduit de la spermathèque, non loin de sa base.

Source : MNHN, Paris

Tropidopterus catapileanus Jeannel (fig. 232)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VII à peine plus allongé que le tergite VI mais faiblement sclérotinisé et pubescent. Tergite VIII modérément invaginé, avec deux apophyses antérieures plus longues que larges mais sans trace de de carinules longitudinales. Tergite IX transverse, à bord postérieur arrondi en arc de cercle, sclérotinisé. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture peu visible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus, avec chacun une apophyse antérieure en une assez large languette subtriangulaire.

Latérotergites IX peu sclérifiés, avec quelques sensilles trichoïdes isolés. Apophyse antérieure en languette courte et large.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite un peu plus long que large, glabre. Gonocoxite en onglet recourbé vers l'extérieur, avec une paire de macrotriches sur la face concave. Un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII visibles.

Ventrite X non sclérifié, marqué seulement par la présence de quelques soies.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin montrant une petite poche membraneuse ventrale dans laquelle débouche et l'oviducte et la glande, ainsi qu'une grande poche dorsale formant bourse copulatrice, à parois membraneuses plissées et rétrécie vers l'avant. Pas de sclérifications. Glande située latéralement, sur le côté droit, à la base de l'oviducte : canal efférent long et fin, filiforme; réservoir membraneux; une vésicule sécrétoire. Un très fin diverticule filiforme prend naissance à la base du réservoir.

Broscidae

Fig. 235-242

Famille cosmopolite regroupant de nombreuses espèces et très vraisemblablement monophylétique (perte d'une soie susorbitaire). L'abdomen est de type harpalidien, mais les glandes de défense associées à l'urite IX.

Les gonopodes IX sont dimères, le gonosubcoxite en général très allongé. Souvent, les coxostyles sont déportés vers l'arrière et les latérotergites IX tendent à se rejoindre ventralement pour former un arceau secondaire à l'arrière duquel se situe le gonopore (fig. 241, 242). Les gonopodes VIII sont présents (fig. 235, 237) ou absents (fig. 238, 239, 241, 242).

Les voies génitales femelles présentent généralement un vagin dilaté en bourse copulatrice volumineuse. L'oviducte est ventral et la spermathèque prend naissance à côté d'une apophyse en plaque plus ou moins lamelliforme. Souvent une glande accessoire (fig. 236, 237, 239).

Espèces étudiées : *Broscosoma baldense* Rosenhauer, *B. ribbei* Putzeys, *Broscus cephalotes* (L.), *B. punctatus* (Dejean), *Cascellius gravesi* Curtis, *Metaglymma rugipenne* Broun, *Miscodera arctica* (Paykull), *Percosoma carenoides* (White).

Metaglymma rugipenne Broun (fig. 237)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VIII en partie invaginé, avec deux courtes languettes apophysaires, non carénées, en prolongement de sa marge antérieure. Tergite VII différencié, un peu plus allongé que les précédents et faiblement pubescent. Tergite IX allongé, progressivement rétréci vers l'arrière, un peu plus long que large. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture fine et superficielle, mais rectiligne. Ventrite VII dilaté en arrière pour porter le postabdomen. Ventrites V et VI avec une rangée transversale de longues soies alignées parallèlement à la marge postérieure.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en arrière du ventrite VIII, entre les gonopodes IX.

Latérotergites VIII contigus mais non soudés, sinon à leur base, chacun séparément arrondi en un lobe allongé, et prolongé en avant par une apophyse assez courte, plus large que longue.

Latérotergites IX davantage latéraux que ventraux, peu sclérifiés, la région costale anguleusement coudée seulement à la proximité du médiotergite IX.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite allongé, subcylindrique, plus de deux fois plus long que large, glabre. Gonocoxite en onglet assez large, avec un petit organe sétulé subapical.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de longues baguettes étroites à extrémité arrondie.

Pas de ventrite X distinct.

Voies génitales. Vagin très réduit, terminé à son extrémité antérieure par un sclérite lamelliforme à la base duquel s'insère une longue spermathèque canaliforme. Plus dorsalement, débouche dans le vagin une glande accessoire avec un réservoir globuleux et un canal efférent assez long, plus étroit dans ses deux-tiers basaux. Oviducte ventral de grandes dimensions.

Percosoma carenoides (White) (fig. 238)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VIII allongé, subcarré, à peu près aussi long que large, invaginé d'un quart de sa longueur, avec deux courts lobes apophysaires sur sa marge antérieure. Pas de carènes. Tergite VII différencié, plus allongé et plus sclérifié que les précédents, faiblement pubescent. Tergite IX à peu près aussi long que large, sa marge postérieure arrondie. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture superficielle, rectiligne, seulement visible sur les côtés. Ventrite VII dilaté en arrière.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire ouvert en arrière de l'urite IX.

Source : MNHN, Paris

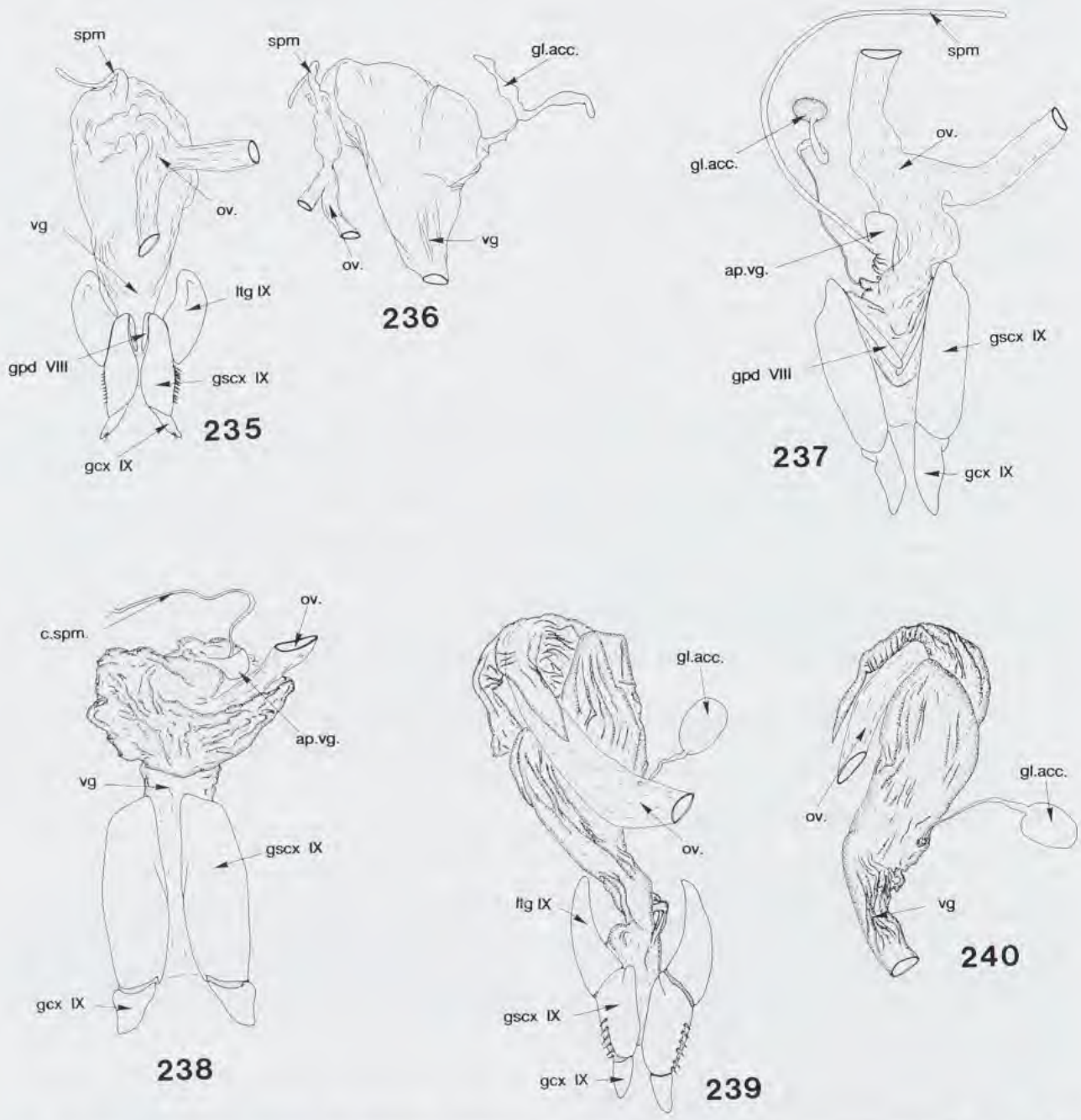


FIG. 235-240. — Genitalia femelles des Broscidae *(female genitalia of Broscidae)*. — **235** : *Broscus punctatus* (Dejean), face ventrale *(ventral face)*. — **236** : *Idem*, face latérale gauche *(left side)*. — **237** : *Metaglymma rugipenne* Broun. — **238** : *Percosoma carenoides* (White). — **239** : *Cascellius gravesi* Curtis, face ventrale *(ventral face)*. — **240** : *Idem*, face latérale gauche *(left side)*.

Source : MNHN, Paris

Latérotergites VIII séparés l'un de l'autre par une aire médiane membraneuse assez large. Chacun prolongé en avant par une apophyse courte, en lobe plus large que long.

Latérotergites IX peu sclérifiés à l'exception de la région costale, qui est coudée juste à proximité du médiotergite IX.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite allongé, subcylindrique, trois fois plus long que large. Gonocoxite court, de forme ogivale.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Vagin dilaté en une assez volumineuse poche membraneuse aussi large que longue, à l'extrémité de laquelle est fixé un petit sclérite lamelliforme. A la base, face dorsale, de cette apophyse vaginale débouche une spermathèque tubuliforme. Il n'a pas été observé de glande accessoire comme chez *Metaglymma rugipenne* Broune. Oviducte ventral.

Broscus punctatus (Dejean) (fig. 235-236)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VIII allongé, à bord postérieur arrondi, avec deux apophyses antérieures en languettes trois fois plus longues que larges. Toutefois faiblement invaginé. Tergite VII différencié, plus allongé que les précédents. Tergite IX sclérifié mais petit, à peu près aussi long que large. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture visible sous la forme d'un fin sillon.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital ouvert en apparence en arrière du segment IX entre les gonopodes.

Latérotergites VIII isolément arrondis en arrière, séparés par une zone membraneuse médiane assez large. Chacun avec une apophyse courte, unilobée, plus large que longue.

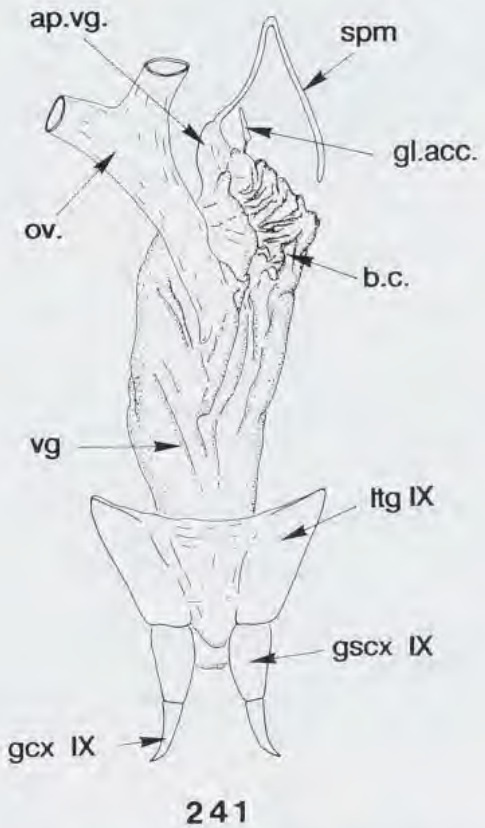
Latérotergites IX sclérifiés mais petits, de même taille que les gonosubcoxites, situés dans des plans parasagittaux. Pas d'apophyse mais l'antecosta coudée.

Gonopodes IX dimères. Gonocoxites petits, en onglet, avec un organe bisétulé subapical. Une douzaine de macrotriches alignés sur la face latérale du gonosubcoxite IX.

Gonopodes VIII visibles sous la forme de deux courtes baguettes sclérifiées à la base des gonopodes IX.

Pas de ventrite X distinct.

Voies génitales. Vagin membraneux, fortement élargi en poche simple, mais les parois non plissées. Oviducte ventral, débouchant non loin de l'extrémité antérieure du vagin où est située la spermathèque. Celle-ci sous la forme d'un canal à base sclérifiée en apophyse vaginale. Glande dorsale présente, avec une vésicule sécrétoire terminale recouverte d'un feutrage de canalicules ; un réservoir membraneux allongé à la base duquel prend naissance une plus étroite expansion digitiforme ; et un canal efférent assez court.



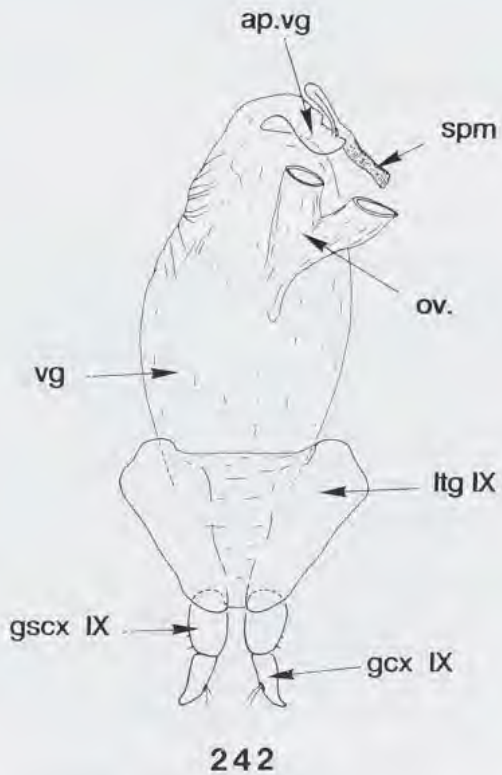


FIG. 241-242. — Genitalia femelles des Broscidae *(female genitalia of Broscidae)*. — **241** : *Broscosoma ribbei* Putzeys. — **242** : *Miscodera arctica* (Paykull).

Source : MNHN, Paris

Cascellius gravesi Curtis (fig. 239-240)

Abdomen de type harpalidien, à tergite VII toutefois peu différencié, à peine plus long que le VI. Tergite VIII peu invaginé, son bord postérieur arrondi, deux apophyses antérieures en languettes étroites. Tergite IX sclérifié mais petit, aussi long que large. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV fusionnés, avec une ligne de suture à peine perceptible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX entre les gonopodes.

Latérotergites VIII isolément arrondis en arrière, séparés par une zone médiane membraneuse. Chacun avec une apophyse antérieure en très courte languette.

Latérotergites IX sclérifiés, assez petits, à peu près de même taille que les gonosubcoxites IX, situés dans des plans parasagittaux. Pas d'apophyse mais l'antecosta coudée.

Gonopodes IX dimères. Gonocoxite petit, lobuliforme. Deux rangées d'une demi-douzaine de sensilles trichoïdes, l'une sur la face latérale externe, l'autre sur le bord dorsal du gonosubcoxite.

Pas de gonopodes VIII visibles. Ventrite X indistinct.

Broscosoma ribbei Putzeys (fig. 241)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VIII à peine invaginé sous le VII, mais sa marge antérieure avec deux courtes apophyses non carénées, sa marge postérieure arrondie. Tergite VII différencié, un peu plus allongé et plus sclérifié que les précédents, faiblement pubescent. Tergite IX sclérifié, assez régulièrement rétréci d'avant en arrière. Face ventrale à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture toutefois superficielle, peu visible mais rectiligne. Ventrite VII dilaté en arrière.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en arrière de l'urite IX.

Latérotergites VIII séparés l'un de l'autre par une large aire membraneuse médiane. Chacun avec un très court lobe apophysaire sur la marge antérieure.

Latérotergites IX assez peu sclérifiés, avec une apophyse antérieure en lobe à peine moins long que large.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite allongé, plus de deux fois plus long que large, avec une rangée de quatre soies sur la marge postéro-externe. Gonocoxite plus petit, en onglet recourbé, avec un organe sétulé subapicalm.

Pas de gonopodes VIII, ni de ventrite X visibles.

Voies génitales. Vagin dilaté en une volumineuse poche deux fois plus longue que large, terminé à son extrémité antérieure par un épaississement lamelliforme certainement homologue du sclérite souvent apparent chez les Broscidae. A la base de cet épaississement prend naissance une spermathèque tubuliforme annelée. Une très réduite glande accessoire, plus dorsale, débouche non loin de la spermathèque. Oviducte ventral.

Miscodera arctica (Paykull) (fig. 242)

Abdomen identique à celui de *Broscosoma*.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en arrière de l'urite IX. Latérotergites IX se rejoignant médianement et tendant à former à eux seuls un véritable arceau ventral. Gonopodes IX, dimères, sont déportés en arrière.

Ni gonopodes VIII, ni ventrite X visibles.

Voies génitales. Vagin dilaté en une volumineuse poche membraneuse deux fois plus longue que large, à parois non plissées. A son extrémité antérieure, le vagin se rétrécit en un diverticule épais terminé par une apophyse vaginale lamelliforme. A la base de ce sclérite débouche la spermathèque, petite, à conduit tubulaire fin et extrémité annelée plus épaisse. Il n'a pas été observé de glande accessoire.

Trechidae

Fig. 243-250

Famille rassemblant un très grand nombre d'espèces, peut-être paraphylétique car la famille des Harpalidae en dérive de façon possible. Cosmopolite.

L'abdomen est de type harpalidien, les languettes apophysaires du médiotergite VIII sont courtes et non carénées. Les glandes défensives débouchent dans la membrane « intersegmentaire » VII-VIII, non loin de l'urite VIII. Les gonopodes IX sont toujours dimères; les gonopodes VIII présents (fig. 243, 244) ou absents (fig. 245, 246).

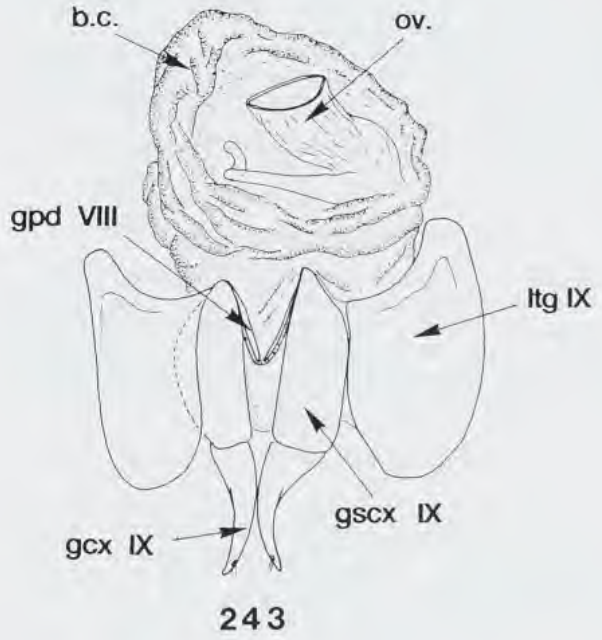
Le vagin est en principe dilaté en bourse copulatrice et la spermathèque, lorsqu'elle est présente, prend naissance contre la base de l'oviducte. Une glande annexe a été observée seulement chez les Bembidiinae (fig. 245, 246). Aucune formation glandulaire n'a été vue dans les autres sous-familles.

Espèces étudiées : *Aphaenops ochsi* Gaudin, *Bembidion quadrimaculatum* (L.), *Emphanes rivularis* Dejean, *Epaphiama budhaicus* Deuve, *E. perreaui* Deuve, *Ocys harpaloides* (Serville), *Oopterus soledadinus* (Guérin), *Parepaphius suensoni* Jeannel, *Patrobus atrorufus* (Ström), *P. flavipes* Motchoulsky, *Synechostictus dahli* (Dejean), *Trechiama siamensis* Deuve, *Trechus latus* Putzeys, *T. sichuanus* Deuve.

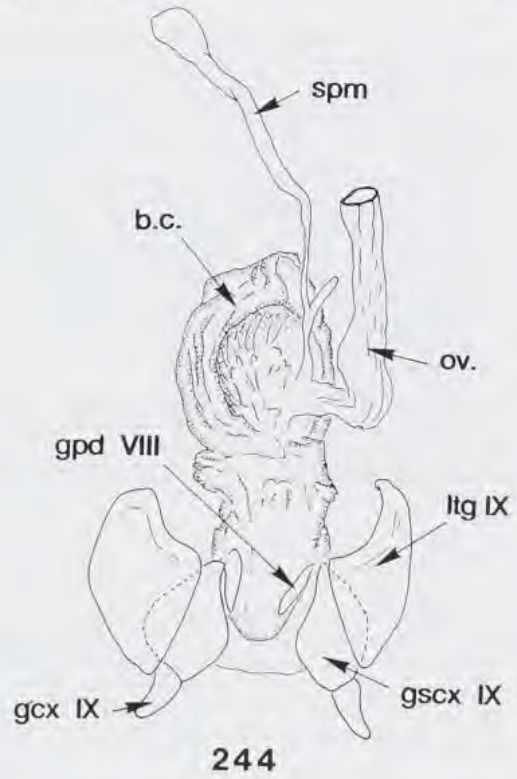
Oopterus soledadinus (Guérin) (fig. 243)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VII deux fois plus allongé que le précédent. Tergite VIII en partie invaginé, avec deux petites apophyses antérieures liguliformes, peu sclérifiées. Tergite IX à bord postérieur arrondi en arc de cercle. Face ventrale sans particularité, à ventrites III et IV de mêmes dimensions, soudés, avec une ligne de suture fine mais continue, rectiligne.

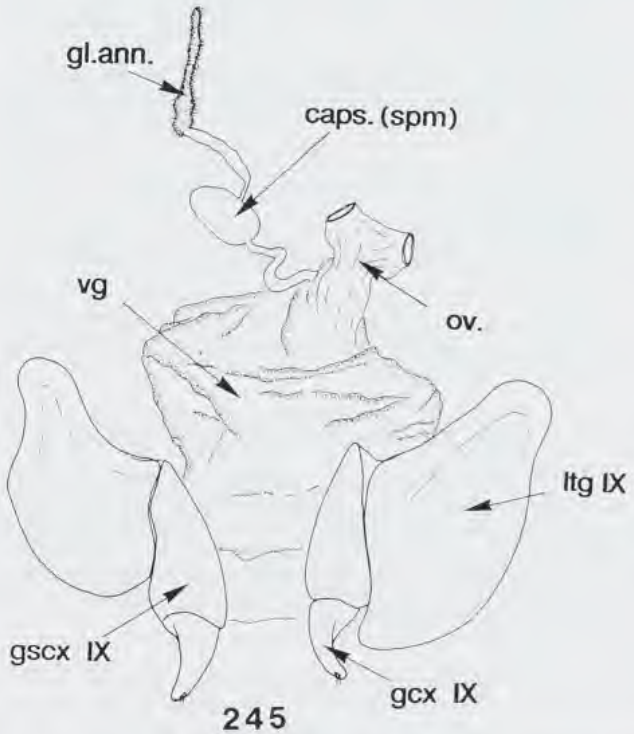
Source : MNHN, Paris



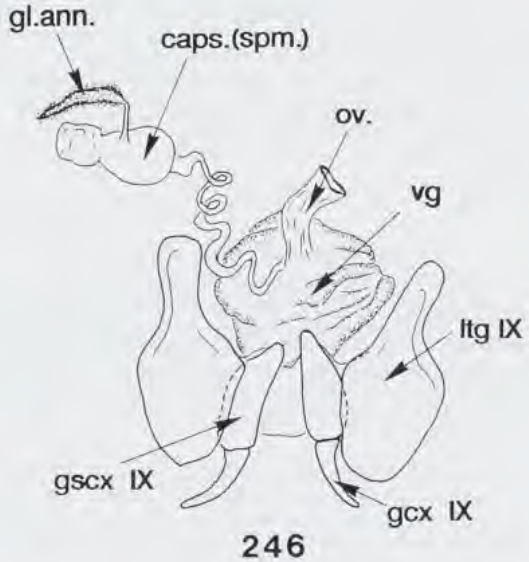
243



244



245



246

FIG. 243-246. — Genitalia femelles des Trechidae *(female genitalia of Trechidae)*. — **243** : *Oopterus soledadinus* (Guérin). — **244** : *Patrobus atrorufus* (Ström). — **245** : *Ocys harpaloides* (Serville). — **246** : *Synechostictus dahli* (Dejean).

Source : MNHN, Paris

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites VIII contigus, formant un arceau unique, chaque latérotergite constitutif avec une apophyse antérieure en languette un peu plus longue que large, située en position latérale.

Latérotergites IX en plaques modérément sclérifiées, avec quelques sensilles trichoïdes éparses, leur bord postérieur arrondi. Une apophyse antérieure aussi longue que large.

Gonopodes IX dimères, Gonosubcoxite deux fois plus long que large. Gonocoxite en onglet allongé, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII présents mais peu sclérifiés, en barrettes à la base des gonocoxites IX.

Ventrite X non visible.

Voies génitales. — Vagin élargi en avant en une bourse copulatrice formant corbeille à concavité ventrale. Oviducte ventral dans le creux de cette corbeille. Courte spermathèque vermiforme à la base de l'oviducte, faiblement déportée sur le côté droit.

Patrobus atrorufus (Ström) (fig. 244)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VII près de deux fois plus large que les précédents. Tergite VIII invaginé d'un tiers, avec deux courtes apophyses antérieures en languettes non carénées. Tergite IX sclérifié, arrondi en arrière, plus large que long. Face ventrale sans particularités, à ventrites III et IV soudés, avec une ligne de suture peu visible mais distincte, rectiligne.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à gonopore secondaire situé en apparence en arrière du segment IX.

Latérotergites IX peu sclérifiés, prolongés en avant en une apophyse aussi large que longue.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite glabre, arrondi, un peu plus long que large. Gonocoxite plus petit, en onglet, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII peu visibles mais présents à la base des gonocoxites IX.

Ventrite X sous la forme d'un bourrelet modérément pubescent.

Voies génitales. Vagin élargi en avant en une « corbeille » formant bourse copulatrice, à concavité ventrale. Sur cette face ventrale débouche l'oviducte commun et, à la base antérieure de celui-ci, le conduit de la spermathèque. Le conduit est dilaté en ampoule à son extrémité. Une glande avec longue vésicule sécrétoire élargie à son sommet et canal efférent plus court, est insérée sur le conduit de la spermathèque.

Ocys harpaloides (Serville) (fig. 245)

Abdomen de type harpalidien, le tergite VII un peu plus long que les précédents, le tergite VIII pour moitié invaginé, avec deux très courtes et petites apophyses antérieures situées assez latéralement. Tergite IX modérément sclérifié, à marge postérieure arrondie. Face ventrale sans particularité, les ventrites III et IV fusionnés, la ligne de suture à peine perceptible.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé au niveau du segment IX, entre les gonopodes.

Latérotergites VIII contigus mais séparés par une ligne membraneuse médiane, chacun avec une longue apophyse antérieure à extrémité dilatée.

Latérotergites IX en plaques peu sclérifiées, prolongés en avant par une assez forte apophyse.

Gonopodes IX peu différenciés, dimères. Gonosubcoxite plus long que large, glabre. Gonocoxite plus court, en onglet, avec un organe bisétulé subapical.

Gonopodes VIII non visibles. Ventrite X non sclérifié.

Voies génitales. Vagin différencié en poche membraneuse aussi large que longue. Oviducte ventral débouchant non loin de l'extrémité antérieure du vagin, avec une plicature basale. Spermathèque insérée à la base de l'oviducte, sur le côté droit, avec un conduit de longueur moyenne et une capsule ovale dans laquelle débouche une glande annexe. Celle-ci avec un réservoir assez long et étroit, et un canal efférent court et très fin.

Une plaque subcirculaire peu sclérifiée sur la face dorsale du vagin.

Synechostictus dahli (Dejean) (fig. 246)

Abdomen et *terminalia* comme *Ocys harpaloides* (Serville). *Voies génitales* avec un vagin dilaté en poche aussi large que longue vers l'extrémité antérieure de laquelle, ventralement, débouche l'oviducte commun. Spermathèque en capsule bilobée, munie d'une glande annexe. Conduit de la spermathèque en tube étroit débouchant près de la base de l'oviducte.

Trechiama siamensis Deuve (fig. 35)

Abdomen de type harpalidien. Tergite VII un peu plus allongé que les précédents. Tergite VIII à peine invaginé, sa marge antérieure avec deux faibles apophyses, non carénées. Tergite IX sclérifié à bord postérieur arrondi. Face ventrale sans particularité, le triangle intermétacoxal du ventrite II petit. Ventrites III et IV fusionnés, sans ligne de suture distincte. Le ventrite VII un peu plus allongé que les précédents.

Terminalia. Genitalia épitopiques, à orifice génital situé en apparence sur l'urite IX, entre les coxostyles.

Latérotergites VIII contigus, chacun prolongé en avant par une longue et étroite apophyse dont l'extrémité apicale est recourbée vers l'intérieur.

Latérotergites IX sclérifiés, leurs marges postérieures arrondies, avec quelques soies en bordure, les bords antérieurs sans apophyse très caractérisée.

Gonopodes IX dimères. Gonosubcoxite à peu près aussi large que long. Gonocoxite de même longueur, en onglet falciforme étroit recourbé vers l'extérieur, avec un organe bisétulé subapical.

Pas de gonopodes VIII, le ventrite X non sclérifié, mais marqué par la présence de sensilles trichoïdes éparses.

Voies génitales. Oviducte ventral. Vagin dilaté en poche membraneuse assez volumineuse avec une formation annexe à la base de l'oviducte. Pas de spermathèque caractérisée, ni de formations glandulaires.

Epaphiama budhaicus Deuve (fig. 247, 248)

Abdomen et *terminalia* avec les mêmes caractères que ceux des espèces précédentes. Les *voies génitales* très différentes. Vagin membraneux et inerme, assez volumineux, prolongé antérieurement par l'oviducte commun. Près de la base de l'oviducte débouche une spermathèque de forme complexe, digitoïde mais par endroit étranglée et contorsionnée. Pas de formations glandulaires visibles.

Epaphiama perreaui Deuve (fig. 249)

Abdomen et *terminalia* comme les espèces précédentes, mais les *voies génitales* particulières. Le vagin volumineux, différencié en deux corbeilles « emboîtées » en série. A

Source : MNHN, Paris

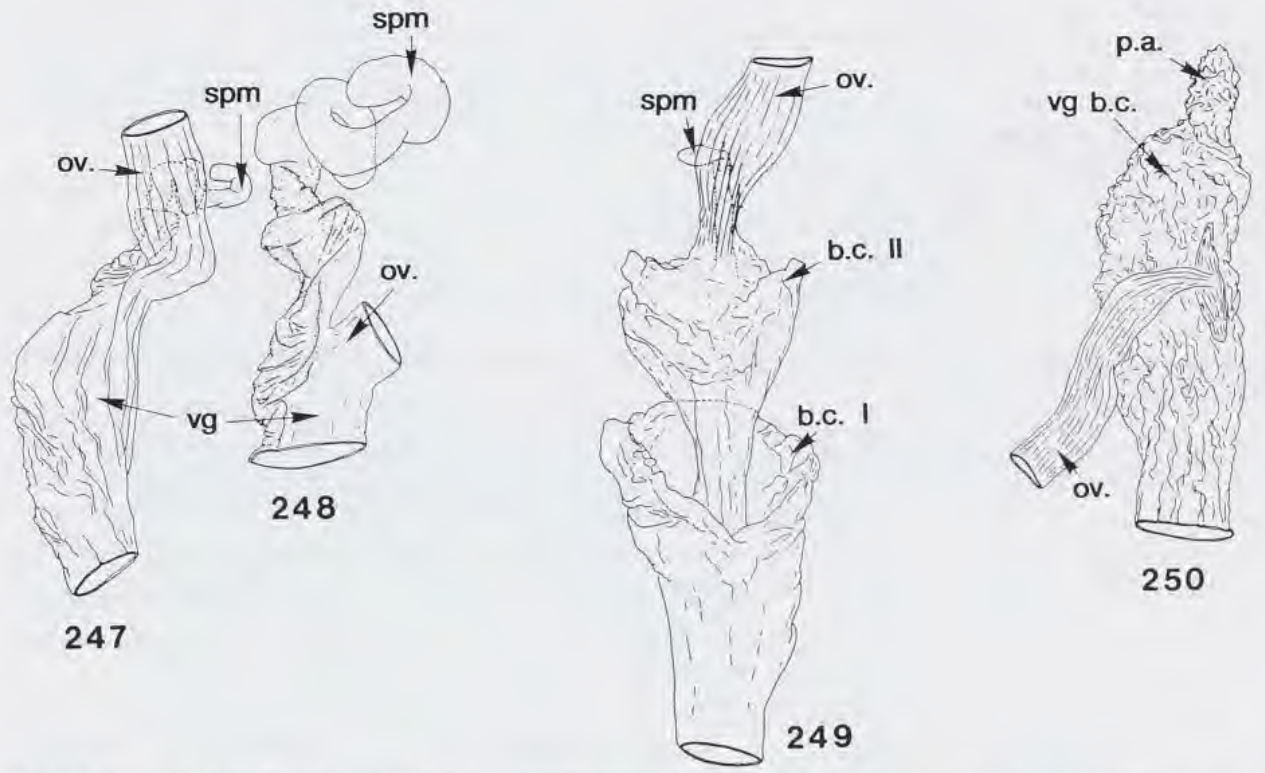


FIG. 247-250. — Genitalia femelles des Trechidae *(female genitalia of Trechidae)*. — **247** : *Epaphiama budhaicus* Deuve. — **248** : *Idem*, détail de la spermathèque *(detail of the spermatheca)*. — **249** : *Epaphiama perreaui* Deuve. — **250** : *Parepaphius suensoni* Jeannel.

l'extrémité antérieure débouchent l'oviducte et une spermathèque réduite en forme de courte languette. Pas de formations glandulaires visibles.

Parepaphius suensoni Jeannel (fig. 250)

Abdomen et *terminalia* comme les espèces précédentes. *Voies génitales* particulières. Vagin volumineux, sous la formed'une poche unique à parois « fripées », au milieu de laquelle débouche ventralement l'oviducte commun. Une digitation apicale rudimentaire pourrait correspondre à la spermathèque. Pas de formations glandulaires visibles.

REMARQUES PHYLOGÉNÉTIQUES

L'étude comparative de la diversité morphologique des genitalia internes des femelles de Coléoptères Adephaga ne peut permettre à elle seule, en l'absence d'un contexte plus général, de reconstituer la phylogénie du sous-ordre. Tout au plus peut-on dans un premier temps tirer quelques remarques ou conclusions de l'observation de ces caractères. Deux aspects peuvent alors être envisagés : celui de la phylogénie interne à chaque famille et celui des relations phylétiques hypothétiques qui prévalent entre ces mêmes familles.

L'examen des genitalia internes a montré, en règle générale, une grande homogénéité de structure au sein de chaque famille. Cette remarque s'applique particulièrement aux Paussidae, qui montrent une constance de caractères malgré leurs subdivisions systématiques. L'appartenance des genres *Metrius* et *Mystropomus* à cette famille ne peut plus, par exemple, être remise en question.

De même, les Carabidae, Cicindelidae, Brachinidae, Nebriidae, Migadopidae, Elaphridae, Hiletidae, Melaenidae, Broscidae, présentent des caractéristiques marquées qui ne s'éloignent guère

Source : MNHN, Paris

d'un type structural bien défini pour chacune de ces familles. La délimitation de ces unité taxonomiques est ainsi confirmée. D'autres familles au contraire, comme surtout les « Psydridae », sont selon toute vraisemblance polyphylétiques, ce que laissaient présumer les critères de la systématique classique, mais ce qu'indique aussi l'hétérogénéité morphologique des genitalia femelles. Cette dernière famille devra faire l'objet de recherches plus intensives dans les années à venir, incluant l'étude de ses relations avec les Melaenidae, Siagonidae et Apotomidae.

Les résultats concernant l'utilisation des genitalia femelles internes pour progresser dans la connaissance de la phylogénie générale des Coléoptères Adephaga, peuvent paraître décevants. Ils ne sont toutefois pas inexistants, même s'ils demeurent à l'état d'ébauches.

La similarité des voies génitales des Carabidae et des Cicindelidae doit être soulignée. De même, des caractéristiques communes relient les genitalia internes des Elaphridae à ceux des Migadopidae, ce qui confirmerait en partie l'existence d'affinités phylogénétiques qui ont déjà été envisagées par les auteurs entre ces deux familles, l'une habitant l'Hémisphère nord, l'autre l'Hémisphère sud.

Un résultat parmi les plus intéressants est la découverte d'une structure sclérifiée particulière, nommée *« sclérite helminthoïde »*, qui soit commune aux Hydradephaga, aux Trachypachidae, aux Omophronidae et aux Nebriidae. De plus, cette dernière famille présente des caractères des voies génitales très proches de ceux connues chez les familles aquatiques. Il serait prématuré d'utiliser cette apparente synapomorphie pour rassembler ces entités dans un groupe monophylétique, mais cette hypothèse doit désormais être envisagée et ouvre la voie à des recherches complémentaires.

Source : MNHN, Paris

GLOSSAIRE

(Pour chaque terme est indiquée sa traduction anglaise, et parfois latine)

Ampulla *(ampulla)* (terme descriptif). Renflement ampulliforme du canal efférent des glandes annexes et des glandes accessoires.

Anneau génital *(genital ring)*. Sclérite annulaire ventral, joignant chez certains mâles de Coléoptères les marges latérales du médiotergite IX (plus rarement du médiotergite VIII). Serait formé par la fusion des antecostae des latérotergites (DEUVE, 1988b).

Apophyse ligulaire *(ligular apophysis)*. Cf. sclérite ligulaire.

Apophyse vaginale *(vaginal apophysis)*. Cf. sclérite vaginal.

Bourse copulatrice *(copulatory bursa)* (*lat.* : bursa copulatrix). Partie distale, dilatée, souvent sacculiforme, du vagin. Reçoit l'insertion de l'oviducte commun, de la spermathèque et, éventuellement, de la glande accessoire.

Capsule *(spermathecal capsule)* (*lat.* : capsula seminalis, VON SIEBOLD, 1848). Terme descriptif utilisé pour nommer une dilatation apicale de la « spermathèque ». Souvent considérée comme la partie fonctionnelle de cet organe, ce qui demanderait à être confirmé.

Catopique *(catopic)* (JEANNEL, 1936). Terme initialement utilisé pour qualifier des édéages dont l'ostium est situé non pas sur la face ventrale (orientation tenant compte de la rotation de cet organe chez les Coléoptères Adephaga), mais sur la face dorsale (cas de Cholevidae, anciennement appelés Catopidae - d'où le nom - mais aussi de nombreux autres groupes).

Par analogie, peut être employé pour des genitalia femelles internes dans lesquels l'oviducte est plus dorsal que la spermathèque et les éventuels glande accessoire et sclérite vaginal (cf. *Metrius contractus* Eschsch., Coléoptère Paussidae).

Chambre génitale *(genital chamber)*. Vestibule membraneux au fond duquel sont situés les genitalia mâles.

A ne pas confondre avec les poches génitales, qui sont des invaginations primordiales des tissus ectodermiques, qui préludent à la morphogenèse des genitalia des deux sexes.

SYN. : *bursa genitalis.*

Chambre sous-génitale *(subgenital chamber)*. Formation secondaire aveugle, située en avant des gonopodes VIII mais en arrière de l'arceau ventral dessiné par les latérotergites VIII. Très développée chez certains Paussidae avec parfois le développement de volumineuses « glandes sous-génitales » (fig. 59).

Coxostyles *(coxostyles)*. Appendices du segment IX de l'abdomen chez l'imago femelle, à l'exclusion des gonapophyses. Dans le cas des Coléoptères, formés principalement du gonosubcoxite (=subcoxopodite) et du gonocoxite (=coxopodite), fusionnés ou non, et d'un style uniarticulé, rudimentaire, vestigial ou absent.

Ductus ejaculatorius *(ejaculatory duct)* (ou canal éjaculateur). Canal ectodermique, parfois bifurqué et pair dans sa portion antérieure, reliant les parties mésodermiques du tractus génital mâle au gonopore primaire.

Source : MNHN, Paris

Ductus receptaculi *(spermathecal duct)* (ou conduit du réceptacle séminal) (KERTIS, 1926). Canal de la spermathèque.

Ductus seminis *(seminal duct)* (ou canal séminal). Canal ectodermique en position intraphallique, faisant suite au ductus ejaculatorius, situé entre l'ancien gonopore primaire et le gonopore fonctionnel. Les éventuelles différences de structure entre le ductus seminis et le ductus ejaculatorius n'ont pas été étudiées chez les Coléoptères.

Edéage *(aedeagus)* (FOUDRAS, 1859; SHARP & MUIR, 1912). Organe copulateur du mâle, composé du phallus, des paramères et de la phallobase.

SYN. : Complexe phallique (BITSCH, 1979).

Endophallus *(endophallus)*. Sac membraneux éversible, situé en position interne dans le phallus, dans le prolongement du canal séminal. Eversé lors de l'accouplement. Souvent l'endophallus, et non le phallus, est le véritable organe d'intromission de l'insecte.

Entonnoir *(funnel)*. Invagination membraneuse ventrale située en arrière de l'urite VII, dans laquelle se trouve le gonopore primaire. Visible au stade imaginal seulement chez quelques espèces à caractères néoténiques. Sans doute à l'origine du *spiculum ventrale* chez d'autres Coléoptères.

Epipleurite *(epipleurite)*. Le plus dorsal des deux sclérites situés entre le sternite et le stigmate de chaque segment abdominal des larves de Coléoptères.

Epitergite *(epitergite)* (DEUVE, 1988a). Sclérites latéraux issus du médiotergite VIII, plus ou moins mobiles, associés aux glandes défensives.

Epitopique *(epitopic)* (DEUVE, 1988a). Disposition des genitalia femelles à la suite d'un déplacement vers l'arrière de l'orifice génital (gonopore secondaire). Celui-ci en arrière de l'urite VIII, parfois même en arrière de l'urite IX.

Euphallique *(euphallic)* (DUPUIS, 1950). Terme qualifiant les parties de l'édéage qui dérivent d'ébauches préimaginales appartenant au X^{ème} segment de l'abdomen. Chez les Coléoptères : le phallus et les paramères.

Foramen basal *(basal foramen)* (SINGH-PRUTHI, 1924). Ouverture à la base du phallus.

SYN. : foramen médian (SHARP & MUIR, 1912), orifice basal (JEANNEL).

Genitalia *(genitalia)*. Ensemble de l'appareil génital ectodermique en tant qu'unité morpho-fonctionnelle : parties internes (voies génitales) et externes (formations appendiculaires ou « péniennes », parfois latérotergales).

Glande accessoire *(accessory gland)*. Glande génitale ectodermique déversant sa sécrétion dans la pars communis. Le canal efférent débouche dans le vagin, en général dorsalement. Jamais plus d'une glande accessoire impaire chez les Coléoptères.

Glande annexe *(appended gland, gland of the spermatheca)*. Glande génitale ectodermique déversant sa sécrétion dans la « spermathèque »; le réservoir, s'il est différencié, fait peut-être parfois fonction de spermathèque.

SYN. : glande de la spermathèque.

Glandes pygidiales *(pygidial glands)*. Glandes défensives des Coléoptères, appartenant au segment VIII et situées latéro-dorsalement en arrière de l'urite VIII, dans la zone membraneuse qui précède l'urite IX. Parfois associées à l'urite VIII (par exemple les épitergites de certains Harpalidae), ou à l'urite IX (« chambres d'explosion » des Paussidae et des Brachinidae).

Le qualificatif de « pygidial », en référence au médiotergite VIII abusivement nommé pygidium par les coléoptéristes, porte à confusion.

Gonapophyses *(sing. : gonapophysis; pl. : gonapophyses)*. Appendices internes des segments VIII et IX de l'abdomen des imagos, insérés sur les gonosubcoxites. Absents chez les Coléoptères. Seraient homologues des vésicules exsertiles des Thysanoures.

Source : MNHN, Paris

Gonocoxites *(gonocoxites)*. Deuxième article des appendices externes du segment génital de l'abdomen des imagos. Correspond en théorie au coxopodite de l'appendice arthropodien.
SYN. : gonocoxopodite.

Gonopodes *(gonopods)*. Appendices externes des segments VIII, IX, X, de l'abdomen des imagos.

Gonopore primaire *(primary gonopore)*. Orifice génital situé chez la femelle dans la partie postérieure ventrale du segment VII de l'abdomen. Visible sur l'imago chez les Thysanoures, les Ephéméroptères, les Dermaptères, ou dans des cas de néoténie partielle (Coléoptères Paussidae néoténiques).
Situé chez le mâle à l'arrière du segment IX, sans doute initialement dans le champ segmentaire X.

Gonopore secondaire *(secondary gonopore)*. Orifice génital définitif, le vagin étant intégré dans la pars communis chez la femelle.
Orifice génital fonctionnel du mâle, situé à la limite du ductus seminis et de l'endophallus.

Gonostyle *(gonostylus)*. Ensemble uni- ou pluriarticulé inséré sur le gonocoxite IX des Ptérygotes. Correspond en théorie au télopodite de l'appendice arthropodien. Jamais plus d'un article chez les Coléoptères femelles ; vestigial ou absent chez les Adephaga.

Gonosubcoxite *(gonosubcoxite)*. Article basal des appendices externes des segments VIII et IX de l'abdomen des imagos (peut-être aussi le segment X des mâles). Correspond en théorie au précoxopodite de l'appendice arthropodien.
SYN. : 1er (urite VIII) et 2e (urite IX) valvifer (SNODGRASS, 1931). Gonosubcoxopodite.

Hémisternite *(hemisternite)*. Moitié latérale d'un sternite. Terme souvent utilisé à tort pour nommer les latérotergites VIII ou IX.

Hypopleurite *(hypopleurite)*. Le plus ventral des deux sclérites ditués entre le sternite et le stigmate de chaque segment abdominal des larves de Coléoptères.

Intervalvulae *(intervalvulae)*. Sclérites pairs, symétriques ou non, situés ventralement entre les bases des gonopodes IX femelles. Interprétés comme des vestiges du sternite IX.

Latérotergite *(laterotergite)*. Sclérite latéral du tergum, en position dorsale ou ventrale.

Ligula basalis *(ligula basalis)* (nom. nov.). Languette membraneuse faisant saillie à la base de l'oviducte commun, généralement en position plus ventrale que les sclérites du segment VIII de l'abdomen. Vestige de la partie basale de l'oviducte primaire, qui débouchait dans le gonopore primaire.

Lobes paratergaux *(paratergal lobes)*. Portions latérales individualisées d'un médiotergite.

Médiotergite *(mediotergite)*. Sclérite dorso-médian du tergum.

Membranes connectives *(connecting membranes)*.
Première membrane connective *(first connecting membrane)* (SHARP & MUIR, 1912). Membrane connective reliant le phallus au tegmen. Correspond à l'endothèque de la phallobase lorsque celle-ci est totalement sclérifiée et forme une « phallothèque ».
Seconde membrane connective *(second connecting membrane)* (SHARP & MUIR, 1912). Membrane connective reliant l'édéage aux autres sclérites de l'abdomen. Forme les parois de la chambre génitale.

Membrane péritrémale *(peritremal membrane)*. Chez les Coléoptères, secteurs membraneux dorso-latéraux, autour des stigmates abdominaux, situés de part et d'autre des médiotergites, entre ceux-ci et les latérotergites.

Néoténie *(neoteny)*. Retard *relatif* de développement, déterminé génétiquement, d'un trait morphologique, d'un organe (néoténie partielle), ou d'un organisme (néoténie totale), par rapport à la maturation sexuelle et à la faculté de reproduction.

Source : MNHN, Paris

Cas particuliers :

— Si l'hétérochronie est due à une accélération du développement des organes reproducteurs, on peut parler de progenèse (GOULD, 1977) ou de néosystellie (DUBOIS, 1985).

— Si la reproduction est parthénogénétique, le terme de paedogenèse (VON BAER, 1866) est parfois employé lorsque le retard de développement affecte la totalité de l'organisme somatique.

Organe sétulé subapical *(subapical setose organ)*. Formation sensorielle particulière, située près de l'extrémité du gonocoxite IX des femelles de Coléoptères Adephaga. Semble liée à des vestiges du gonostyle.

Orthotopique *(orthotopic)* (DEUVE, 1988a). Disposition des genitalia femelles en accord avec leur origine plurisegmentaire : en arrière de l'urite VII, au niveau des urites VIII et IX.

Ostium *(ostium)*. Limite entre le phallus et l'endophallus. Représente un orifice, souvent interprété à tort comme un gonopore, seulement lorsque l'endophallus est en position de repos, c'est-à-dire intrapénienne.

SYN. : Orifice apical. Phallotrème (SNODGRASS, 1935).

Oviducte commun *(common oviduct)*. Partie des voies génitales ectodermiques appartenant au segment VII de l'abdomen, située entre la bifurcation des oviductes latéraux et le gonopore primaire initial.

Oviductes latéraux *(lateral oviducts)*. Formations paires des voies génitales, en partie mésodermiques, parfois aussi en partie ectodermiques, reliant les gonades femelles à l'oviducte commun dans lequel elles confluent.

Ovipositeur *(ovipositor)*. Appareil de ponte constitué par les appendices des segments VIII et IX de l'abdomen. Chez les Coléoptères, il n'existe pas de gonapophyses. L'ovipositeur est formé principalement par les coxostyles du segment IX, avec parfois participation des gonopodes VIII.

Paramères *(parameres)* (VERHOEFF, 1893). Formation paire, sous la forme de deux sclérites latéraux articulés ou soudés à la base du phallus. Résultent du développement des deux ébauches morphogénétiques externes issues de la division des lobes phalliques primaires.

Pars communis *(pars communis)* (DUPUIS, 1955). Partie impaire des voies génitales femelles ectodermiques, depuis l'oviducte commun inclus, jusqu'à l'orifice de ponte effectif. Voie commune et directe suivie par les œufs, de quelque gonade qu'ils proviennent.

Peribursa *(peribursa)*. Repli de l'enveloppe tégumentaire entourant la base du vagin et pouvant participer à la formation d'un vagin secondaire en déplaçant vers l'arrière la position du gonopore.

Périprocte *(periproct)*. Cône membraneux périanal correspondant au telson.

Phallobase *(phallobase)* (SNODGRASS, 1957). Partie de l'édéage, d'origine pseudophallique, initialement ventrale mais pouvant entourer la base du phallus. Totalement sclérifiée et associée à la base des paramères, elle peut former une phallothèque.

SYN. : Plaque basale (VERHOEFF); Cardo (KERSCHNER); Pièce basale (SHARP & MUIR). Pièce jugale (JEANNEL); Plaque sous-génitale (DUPUIS).

Phallus *(phallus)* (SNODGRASS, 1957). Partie médio-distale de l'organe copulateur mâle, encadrée par les deux paramères et engainant l'endophallus. Résulte du développement et de la fusion des deux lobes phalliques secondaires nommés mésomères.

SYN. : Pénis (STRAUS-DURKHEIM, KERSCHNER, VERHOEFF, PACKARD); Lobe médian (SHARP & MUIR, JEANNEL).

Plaques basales *(basal plates)*. Gonosubcoxites, ou gonosubcoxites + gonocoxites fusionnés, des gonopodes. Pleurites.

SYN. : Valvifers (*sensu* SNODGRASS).

Source : MNHN, Paris

Plaque génitale *(genital plate)*. Sclérite parfois divisé en deux portions, situé chez la femelle en arrière du gonopore primaire et encadré par les deux latérotergites VIII. Correspond au sternite VIII ou au coxosternite VIII. Visible sur l'imago, seulement chez quelques espèces à caractères néoténiques. A ne pas confondre avec une plaque sous-génitale.

Plaque sous-anale *(subanal plate)* . Ventrite X des femelles, lorsque sclérifié.

Plaque sous-génitale *(subgenital plate)*. Sclérite plus ventral que l'ensemble de l'appareil génital. Formé chez la femelle par un raccordement et une fusion secondaires des gonosubcoxites VIII. Formé chez le mâle par les gonosubcoxites IX. A ne pas confondre avec une plaque génitale.

Pleures *(pleural region)*. Parties de l'exosquelette du segment arthropodien correspondant aux aires appendiculaires, situées entre le tergum et le sternum.

Poche génitale *(genital pouch)*. Invaginations primordiales au niveau des segments VII, VIII et IX (voire X chez les mâles) de l'abdomen, ventro-médianes, préludant au développement morphogénétique des voies génitales. Chez la femelle, la poche génitale du VII^{ème} segment conduit à la mise en place du gonopore primaire et du *spiculum ventrale* des Coléoptères. La poche génitale des segments VIII et IX correspond au protovagin.

Propygidium *(propygidium)*. voir « pygidium ».

Protovagin *(protovagina)* (DEUVE, 1988c). Formations vaginales avant raccordement à la pars communis. Poche génitale des segments VIII et IX de l'abdomen des femelles.

Pseudophallique *(pseudophallic)* (DUPUIS, 1950). Terme qualifiant les parties de l'édéage qui dérivent d'ébauches appartenant au moins pour partie au IX^{ème} segment de l'abdomen. Chez les Coléoptères : la phallobase.

Pygidium *(pygidium)*. En principe le telson, c'est-à-dire l'extrémité postérieur de l'insecte, périanale, sans coelome primitif, faisant suite au dernier segment véritable.

Par abus de langage, les coléoptéristes ont pour habitude de nommer « pygidium » le médiotergite VIII différencié, qui « ferme » dorsalement l'extrémité abdominale, et « propygidium » le médiotergite VII. Pour cette raison, les glandes défensives de l'abdomen des Coléoptères, qui appartiennent au segment VIII, sont appelées classiquement « glandes pygidiales ». Ces dénominations impropres, qui peuvent entraîner des confusions, devraient être abandonnées.

Receptaculum seminis *(spermatheca)* (VON SIEBOLD, 1837) = Spermathèque. Organe ectodermique inséré sur le vagin, ayant pour fonction de contenir et de conserver le sperme.

Par habitude sinon par abus de langage, on nomme spermathèque chez les Coléoptères un diverticule impair de la paroi du vagin, souvent digitiforme, parfois accompagné de formations glandulaires annexes, dont la fonction est préjugée mais non certaine.

Sclérite helminthoïde *(helminthoid sclerite)* (DEUVE, 1988c). Sclérification longiligne particulière, située sur le vagin des Nebriidae, Omophronidae, Trachypachidae et Hydradephaga.

Sclérite ligulaire *(ligular sclerite)* (DEUVE, 1988c). Repli sclérifié, semblant souvent composé de plusieurs plaques lamelliformes, situé ventralement à la base de l'oviducte. Permet l'insertion de muscles liés à l'urite VIII.

Sclérite vaginal *(vaginal sclerite)*. Repli sclérifié de la paroi du vagin, situé loin de l'orifice génital, et dorsal par rapport à la base de l'oviducte commun (excepté dans le cas de genitalia catopiques).

Supporte l'insertion de muscles liés à l'urite IX.

Segments génitaux *(genital segments)*. En principe les segments VIII et IX de l'abdomen. Il serait plus juste de nommer « segment génital » tout segment de l'abdomen dont « la morphologie est modifiée par la présence des genitalia » (BOULARD, 1966), c'est-à-dire les segments VIII et IX chez la femelle, VIII, IX et X chez le mâle. A noter que le gonopore primaire de la femelle appartient au segment VII.

Source : MNHN, Paris

Sillon tergo-pleural *(tergo-pleural groove)*. Repli latéral longitudinal, visible chez les larves entre l'hypopleurite et l'épipleurite, et se prolongeant dans les segments thoraciques au dessus de la base de l'appendice. Correspond aux points d'attache de nombreux muscles. Ce repli est surtout connu sous le terme impropre de « sillon dorso-pleural » (SNODGRASS, 1931).

Spermathèque *(spermatheca)*. Cf. receptaculum seminis.

Spiculum dorsale *(spiculum dorsale)*. Tigette sclérifiée impaire, prolongeant médianement le bord antérieur du tergite IX.

Spiculum gastrale *(spiculum gastrale)*. Tigette sclérifiée impaire prolongeant en avant l'extrémité ventrale de l'urite IX chez le mâle de certains Coléoptères. Résulterait d'un étirement des antecostae fusionnées des latérotergites IX (DEUVE, 1988b).

Spiculum genitale *(spiculum genitale)* (DEUVE, 1988c). Tigette sclérifiée impaire formée par une extension antéro-médiane du sternite X de la femelle. Connue seulement chez quelques espèces de Coléoptères Brachinidae et Harpalidae.

Spiculum ventrale *(spiculum ventrale)*. Tigette sclérifiée impaire, située médianement en arrière du ventrite VII chez des femelles de Coléoptères. Sans doute issue de la poche génitale primaire.

Sternelles *(sing. : sternellum; pl. : sternella)*. Deux petits sclérites situés en arrière de chaque sternite abdominal chez les larves de Coléoptères.

Sternite *(sternite)*. Un sclérite du sternum.

Sternum *(sternum)*. Partie de l'exosquelette du segment arthropodien située ventralement entre les aires appendiculaires.

Tegmen *(tegmen)* (SHARP & MUIR, 1912). Phallobase + paramères.

Tergite *(tergite)*. Tout sclérite du tergum (médiotergite, latérotergite, épitergite, etc.).

Tergum *(tergum)*. Partie de l'exosquelette du segment arthropodien située dorsalement entre les aires appendiculaires.

Urite *(urite)*. « Segment » de l'abdomen, en référence à sa sclérification.

Vagin *(vagina)*. La pars communis moins l'oviducte commun (DUPUIS, 1955), avec parfois des poches annexes ou des divarications, mais à l'exclusion de la spermathèque et des glandes accessoires.

Partie ectodermique des voies génitales femelles comprise entre le gonopore primaire initital et le gonopore secondaire, résultant de l'invagination des aires sternales VIII et IX (et parfois même coxosternales).

Ventrite *(ventrite)*. Sclérite ventral de l'abdomen d'un insecte.

Source : MNHN, Paris

REMERCIEMENTS

La réalisation de cette étude a été rendue possible grâce au concours bienveillant de nombreuses personnes qu'il ne m'est malheureusement pas possible de toutes nommer ici. Ceux qui m'ont apporté leur aide ou leurs encouragements savent cependant que ma gratitude leur est acquise.

Je voudrais tout d'abord remercier MM. Philippe DREUX (Ecole Normale Supérieure, Université de Paris VI) et Charles LECORDIER (Ecole Normale Supérieure, CNRS) pour leur aide durant la réalisation de ce travail, ainsi que MM. Claude DUPUIS (Muséum national d'Histoire naturelle), Renaud PAULIAN (Correspondant de l'Institut) et Michel VERDIER (Université de Paris VI).

Tout le personnel du laboratoire d'entomologie du Muséum national d'Histoire naturelle et les directeurs successifs de ce service, MM. Jacques CARAYON et Claude CAUSSANEL, m'ont facilité ce travail grâce à leur amical soutien. Je tiens à les en remercier.

A des titres divers, j'ai en particulier bénéficié du concours de Elsa ARMEDE, Michel BAYLAC, Nicole BERTI, Michel BOULARD, Thierry BOURGOIN, Jacques BOUDINOT, Yves CAMBEFORT, Monique COFAIS, Roger-Paul DECHAMBRE, Gérard FÉDIÈRE, Imré FOLDI, Madeleine FRANEY, Claude GIRARD, Jocelyne GUGLIELMI, Bernard LASSALLE, Jean-Claude LECOQ, Jean LEGRAND, Joachin MATEU, Danièle MATILE, Loïc MATILE, Jean MENIER, Joël MINET, Philippe de MIRÉ, Judith NAJT, Jocelyne NAVATTE, Thérèse N'GUYEN, Georges PERRAULT, Michel PERREAU, Hélène PERRIN, Claude PIERRE, Jacques PIERRE, Dominique PLUOT-SIGWALT, Eric QUÉINNEC, René-Michel QUENTIN, Hervé de TOULGOËT, et Jean-François VOISIN. Tous voudront bien trouver dans ces lignes l'expression de ma reconnaissance.

Une mention particulière est réservée à la mémoire de Bernard SIGWALT, qui, peu de temps avant de nous quitter, m'a généreusement fait bénéficier de sa compétence dans le domaine de l'informatique et traitement de texte.

M. Gilbert HODEBERT a réalisé avec le talent que l'on lui connaît la figure 1 (couverture), qui sert de vignette emblématique à cet ouvrage, mais surtout a mis en place et au propre les planches de l'illustration, dont j'avais auparavant effectué les dessins originaux et les photographies.

Enfin, MM. Louis DEHARVENG et Philippe LECLERC ont eu le grand mérite de découvrir dans des grottes de Thaïlande les Paussidae cavernicoles à genitalia néoténiques, et ils ont bien voulu m'en confier l'étude. Je leur suis donc redevable des résultats obtenus de l'examen de ces spécimens exceptionnels.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ACKER, S., 1960. — The comparative morphology of the male of Neuroptera. *Microent.*, **24** : 25-84.

ASHLOCK, P.D., 1971. — Monophyly and associated terms. *Syst. Zool.*, **20** : 63-69.

ASHLOCK, P.D., 1972. — Monophyly again. *Syst. Zool.*, **21** : 430-438.

ASHLOCK, P.D., 1980. — An evolutionary systematist's view of classification. *Syst. Zool.*, **28** : 441-450.

ALI, H.A., 1967. — The higher classification of the Carabidae and the significance of internal characters. *Bull. Soc. ent. Egypte*, **51** : 211-231.

ANDREWES, H.E., 1929, 1935. — Coleoptera Carabidae. Volume I, xviii + 341 pp. Volume II, xvi + 323 pp. *In* : J. Stephenson (ed.), *The Fauna of British India, including Ceylon and Burma*. London : Taylor and Francis.

ANESHANSLEY, D.J., EISNER, T., WIDOM, J.M., & WIDOM, B., 1969. — Biochemistry at 100°C : explosive secretory discharge of bombardier beetles (*Brachinus*). *Science, Wash.*, **165** : 61-63.

ANESHANSLEY D., & JONES T.H., 1983. — Thermal concomitants and biochemistry of the explosive discharge mechanism of some little known bombardier beetles. *Experientia*, **39** : 366-368.

BAEHR, M., 1979. — Vergleichende Untersuchungen am Skelett und an der Coxalmuskulatur des Prothorax der Coleoptera. *Zoologica*, **130** : 1-76.

BÄNNINGER, M., 1949. — Ueber Carabinae. Ergänzungen und Berichtigungen III, mit Bemerkungen zu R. Jeannels neuer Einteilung der Carabiden. *Mitt. münch. ent. Ges.*, **35-39** : 127-157.

BALL, G.E., 1960. — Carabidae, Fascicule 4, pp. 55-210. *In* : R.H. Arnett, *The Beetles of the United States*. The Catholic University of America Press, Washington D.C., xi + 112 pp.

BALL, G.E., 1975. — Pericaline Lebiini : notes on classification, a synopsis of the New World Genera, and a revision of the genus Ploeoxena Chaudoir. *Quaest. ent.*, **11** : 143-242.

BALL, G.E., 1979. — Conspectus of Carabid Classification : History, Holomorphology, and Higher Taxa, pp. 63-111. *In* : T.L. Erwin *et al.*, *Carabid Beetles : Their Evolution, Natural History and Classification*. W. Junk (ed.), Boston, London : W. Junk., x + 635 pp.

BALL, G.E., & MCCLEVE, S., 1990. — The Middle American genera of the tribe Ozaenini with notes about the species in southwestern United States and selected species from Mexico. *Quaest. ent.*, **26** : 30-116.

BALL, G.E., & SHPELEY D., 1983. — The species of Euchiloid Pericalina : classification and evolutionary considerations. *Can. ent.*, **115** : 743-806.

BASFORD, N.L., BUTLER, J.E., LEONE, C.A., & ROHLF, F.J., 1968. — Immunologic comparison of selected Coleoptera with analyses of relationships using numerical taxonomic methods. *Syst. Zool.*, **17** : 388-406.

BASILEWSKY, P., 1953. — *Exploration du Parc National de l'Upemba, mission G.F. de Witte, fasc. 10, Carabidae*, Bruxelles : 252 pp.

BASILEWSKY, P., 1959. — Révision des Crepidogastrini. *Revta Ent. Moçamb.*, **2** : 289-352.

Source : MNHN, Paris

BASILEWSKY, P., 1962. — Les Ozaeninae d'Afrique et de Madagascar. *Revue Zool. Bot. afr.*, **66** : 291-314.

BASILEWSKY, P., 1984. — Essai d'une classification supragénérique naturelle des Carabides Lébiens d'Afrique et de Madagascar. *Revue Zool. afr.*, **98** : 525-559.

BASILEWSKY, P., 1988. — Nouvelles données sur les Crepidogastrini africains (Coleoptera Carabidae Brachininae). *Annls Sci. zool. Tervuren*, **256** : 1-55.

BATES, H.W., 1881-1884. — Insecta, Coleoptera, Carabidae. Volume 1, Part 1. *In* : London : F.D. Godman & O. Salvin (ed.), 1879-1911. *Biologia Centrali-Americana. Coleoptera*, 7 vol., 1881 : 1-40 ; 1882 : 41-152 ; 1883 : 153-256 ; 1884 : 257-299.

BELL, R.T., 1964. — Does *Gehringia* belong to the Isocheta ?. *Coleopt. Bull.*, **18** : 59-61.

BELL, R.T., 1966. — *Trachypachus* and the origin of the Hydradephaga. *Coleopt. Bull.*, **20** : 107-112.

BELL, R.T., 1967. — Coxal cavities and the classification of the Adephaga. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **60** : 101-107.

BELL, R.T., & BELL J.R., 1962. — The taxonomic position of the Rhysodidae. *Coleopt. Bull.*, **16** : 99-106.

BIGELOW, R., 1956. — Monophyletic classification and evolution. *Syst. Zool.*, **5** : 145-146.

BILS, W., 1976. — Das Abdomenende weiblicher terrestrische lebender Adephaga und seine Bedeutung für die Phylogenie. *Zoomorphologie*, **84** : 113-193.

BIRKET-SMITH, S.J.R., 1984. — Prolegs, legs and wings of Insects. *Entomograph. Copenhagen*, **5** : 1-128.

BITSCH, J., 1974a. — Morphologie abdominale des Machilides (Thysanura). II. Squelette et musculature des segments génitaux femelles. *Int. J. Insect Morph. Embr.*, **3** : 101-120.

BITSCH, J., 1974b. — Morphologie abdominale des Machilides (Thysanura). III. Squelette et musculature des segments génitaux mâles et des segments postgénitaux. *Int. J. Insect Morph. Embr.*, **3** : 203-224.

BITSCH, J., 1979. — Morphologie abdominale des Insectes, pp. 291-578. *In* : P.P. GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, vol. **8** (fasc. 2). Paris : Masson.

BONELLI, F.A., 1810. — Tabula synoptica. *In* : Observations entomologiques. Première Partie. *Memorie Accad. Sci. Torino*, **18** : 21-78.

BOSTICK, B.O., 1945. — The morphology of the Carabid beetle *Calosoma scrutator* Fabr. *Ann. Soc. ent. Amer.*, **38** : 14-32.

BOULANGÉ, H., 1924. — Recherches sur l'appareil copulateur des Hyménoptères et spécialement des Chalastogastres. *Mém. Trav. Fac. cathol. Lille*, **28** : 1-444.

BOULARD, M., 1965. — *L'appareil génital ectodermique des Cigales femelles*. Paris : Thèse 3° Cycle, Université de Paris, 57 pp., 79 figs.

BOVING, A.G., & CRAIGHEAD F.C., 1931. — An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. *Ent. Amer.*, n.s., **11** : viii + 351 pp.

BRUNDIN, L., 1966. — Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svenska Vetensk. Handl.*, 4° ser., **11** : 1-472.

BURMEISTER, E.G., 1976. — Der Ovipositor der Hydradephaga (Coleoptera) und seine phylogenetische Bedeutung unter besondere Berücksichtigung der Dytiscidae. *Zoomorphologie*, **85** : 165-257.

CARAYON, J., 1961. — Valeur systématique des voies ectodermiques de l'appareil génital femelle chez les Hémiptères Nabidae. *Bull. Mus. Hist. nat.*, 2° sér., **33** : 183-196.

CARAYON, J., 1969. — Emploi du noir chorazol en anatomie microscopique des Insectes. *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **5** : 179-193.

Source : MNHN, Paris

CASALE, A., 1988. — Revisione degli Sphodrina (Coleoptera, Carabidae, Sphodrini). Monografie V. *Museo reg. Sci. nat., Torino*. 1024 pp.

CASNATI, G., PAVAN, M., & RICCA, A., 1965. — Sulla costituzione del veleno dell'Insetto *Calosoma sycophanta* L. *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **1** : 705-710.

CLASSEN R., & DETTNER K., 1983. — Pygidial defensive titer and population structure of *Agabus bipustulatus* L. and *Agabus paludosus* F. *J. chem. Ecol.*, **9** : 201-209.

COLLESS, D.H., 1972. — A note on Ashlock's definition of « monophyly ». *Syst. Zool.*, **21** : 126-128.

CRAIGHEAD, F.C., 1916. — The determination of the abdominal and thoracic areas of the Cerambycid larvae as based on a study of the muscles. *Proc. ent. Soc. Washington*, **18** : 129-146.

CRAMPTON, G.C., 1920. — A comparison of the genitalia of male Hymenoptera, Mecoptera, Neuroptera, Diptera, Trichoptera, Lepidoptera, Homoptera and Strepsiptera with those of Lower Insects. *Psyche*, **27** : 34-44.

CRAMPTON, G.C., 1921. — A comparison of the terminal abdominal structures of Insects and Crustacea. *Ent. News*, **32** : 257-264.

CRAMPTON, G.C., 1929. — The terminal abdominal structures of female insects compared throughout the orders from the standpoint of phylogeny. *J. New York ent. Soc.*, **37** : 453-496.

CROWSON, R.A., 1950. — The classification of the families of British Coleoptera. *Ent. mon. Mag.*, **86** : 149-171.

CROWSON, R.A., 1967. — *The natural classification of the families of Coleoptera*. E.W. Classey ed., Hampton, 187 pp.

CSIKI, E., 1927-1933. — Coleoptera, Carabidae. *In* : *Coleopterorum Catalogus*, Berlin, Gravenhage : W. Junk, 1927 : 622 pp., 1928-1933 : 1933 pp. ; 1933 : 623-648 pp.

DAJOZ, R., 1964. — Anatomie et importance taxinomique des voies génitales femelles d'origine ectodermique chez les Elateridae. *Cah. Nat., Paris*, **20** : 55-72.

DARLINGTON, P.J., 1950. — Paussid Beetles. *Trans. amer. ent. Soc.*, **76** : 47-142.

DARLINGTON, P.J., 1968. — The carabid beetles of New Guinea. Part III. Harpalinae (cont.) : Perigonini to Pseudomorphini. *Bull. Mus. comp. Zool., Harvard*, **137** : 1-253.

DARLINGTON, P.J., 1971. — The carabid beetles of New Guinea. IV. General considerations, analysis and history of fauna ; taxonomic supplement. *Bull. Mus. comp. Zool., Harvard*, **142** : 129-337.

DEJEAN, P., 1825-1831. — *Species général des Coléoptères de M. le Comte Dejean*. Paris : Méquignon-Marvis, 5 vol. ; 1825 : 463 pp. ; 1826 : 501 pp. ; 1828 : 556 pp. ; 1829 : 520 pp. ; 1831 : 883 pp.

DETTNER, K., 1985. — Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga. *Proc. Acad. nat. Sci. Phil.*, **137** : 156-171.

DEUVE, T., 1986. — Hypothèse sur le caractère monophylétique des Harpalidae *sensu novo* (= Conchifera Jeannel + Pseudomorphinae Lacordaire). *Nouv. Revue Ent.*, n.s., **3** : 320.

DEUVE, T., 1987a. — Etude de deux Ozaeninae troglobies de Thaïlande à genitalia femelles néoténiques. *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **23** : 287-298.

DEUVE, T., 1987b. — Faune cavernicole de Thaïlande : Coléoptères Paussidae Ozaeninae. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **91** : 237-242.

DEUVE, T., 1988a. — Etude phylogénétique des Coléoptères Adephaga : redéfinition de la famille des Harpalidae, *sensu novo*, et note sur les Pseudomorphinae et Brachinidae. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **92** : 161-182.

DEUVE, T., 1988b. — Les sternites VIII et IX de l'abdomen sont-ils visibles chez les imagos des Coléoptères et des autres Insectes Holométaboles ? *Nouv. Revue Ent.*, n.s., **5** : 21-34.

Source : MNHN, Paris

DEUVE, T., 1988c. — *Etudes morphologiques et phylogénétiques sur l'abdomen et les genitalia ectodermiques femelles des Coléoptères Adephaga*. Paris : Thèse doctorat Université Paris VI, 441 pp., 284 figs.

DEUVE, T., 1992. — Origine segmentaire des genitalia ectodermiques mâles et femelles des Insectes. Données nouvelles apportées par un gynandromorphe de Coléoptère. *C. r. Acad. Sci. Paris*, **314**, ser. III : 305-308.

DUBOIS, A., 1979. — Métamérie, tératologie et génétique. *Bull. Soc. zool. Fr.*, **104** : 325-331.

DUBOIS, A., 1985. — Neoteny and associated terms. *Alytes*, **4** : 122-130.

DUBOIS, A., 1986. — A propos de l'emploi controversé du terme « monophylétique » : nouvelles propositions. *Bull. Soc. linn. Lyon*, **55** : 248-254.

DUPUIS, C., 1950. — Origine et développement des organes génitaux externes des mâles d'Insectes. *Année biol.*, **26** : 21-36.

DUPUIS, C., 1955. — Les genitalia des Hémiptères Hétéroptères. *Mém. Mus., Zool.*, **6** : 183-278.

DUPUIS, C., 1963. — *Progrès récents de l'étude des genitalia des Hétéroptères (deuxième thèse)*. Paris : Mus. natn. Hist. nat., 100 pp.

DUPUIS, C., 1979. — Permanence et actualité de la systématique : la « systématique phylogénétique » de W. Hennig (historique, discussion, choix de références). *Cah. Nat., Paris*, **34** (1978) : 1-69.

EISNER, T., & ANESHANSLEY, D.J., 1982. — Spray aiming in Bombardier Beetles : jet deflection by the Coanda effect. *Science*, **215** : 83-85.

ELSE, F.L., 1934. — The developmental anatomy of male genitalia in *Melanoplus differentialis* (Locustidae (Acrididae) Orthoptera). *J. Morph.*, **55** : 577-609.

EMDEN, F.I. VAN, 1936. — Bemerkungen zur Klassifikation der Carabidae : Carabini und Harpalinae piliferae. *Ent. Bl.*, **32** : 12-17, 41-52.

ERICHSON, W.F., 1837. — *Die Käfer der Mark Brandenburg*. Erster Band. Erster Abteilung. Berlin : F.H. Morin, viii + 740 pp.

ERWIN, T.L., 1970. — A reclassification of Bombardier Beetles and a taxonomic revision of the north and middle american species (Carabidae : Brachinida). *Quaest. ent.*, **6** : 4-215.

ERWIN, T.L., 1981. — A synopsis of the immature stages of Pseudomorphini with notes on tribal affinities and behavior in relation to life with ants. *Coleopt. Bull.*, **35** : 53-68.

ERWIN, T.L., 1982. — Tropical forests : their richness in Coleoptera and other Arthropod species. *Coleopt. Bull.*, Masson.

ERWIN, T.L., 1985. — The taxon pulse : a general pattern of lineage radiation and extinction among Carabid Beetles, pp. 437-472. *In* : G.E. Ball (ed.), *Taxonomy, phylogeny, and zoogeography of Beetles and Ants*. Dordrecht : W. Junk.

ERWIN, T.L., BALL G.E., & WHITEHEAD D.R., 1979. — *Carabid Beetles : their Evolution, Natural History, and Classification*. The Hague, Boston, London : W. Junk, x + 635 pp.

ERWIN, T.L., & KAVANAUGH, D.H., 1981. — Systematics and zoogeography of *Bembidion* Latreille : I. The *carlhi* and *erasum* groups of western North America. *Ent. Scand. Suppl.*, **15** : 33-72.

ERWIN, T.L., & SIMS L.L., 1984. — Carabid Beetles of the West Indies (Insects : Coleoptera) : a synopsis of the genera and checklists of tribes of Caraboidea, and of the west indian species. *Quaest. ent.*, **20** : 351-466.

EVANS, M.E.G., 1974. — Propleural structures in Coleoptera. *Int. J. Insect Morph. Embr.*, **3** : 67-72.

FARRIS, J.S., 1974. — Formal definitions of paraphyly and polyphyly. *Syst. Zool.*, **23** : 548-554.

FORSYTH, D.J., 1968. — The structure of the defence glands in the Dytiscidae, Noteridae, Haliplidae and Gyrinidae. *Trans. r. ent. Soc. London*, **120** : 159-182.

Source : MNHN, Paris

FORSYTH, D.J., 1970. — The structure of the defence glands of the Cicindelidae, Amphizoidae, and Hygrobiidae. *J. Zool., London*, **160** : 51-69.

FORSYTH, D.J., 1972. — The structure of the defense glands of Carabidae. *Proc. zool. Soc. London*, **32** : 253-309.

FRAGOSO, S.A., 1985. — The terminalia as a basis for the classification of Cerambycidae (Coleoptera) subfamilies. Part I. Terminology and genital morphology of *Cerambyx cerdo* L. *Revta bras. Ent.*, **29** : 125-134.

FRANZ, H., 1929. — Morphologische und phylogenetische Studien an *Carabus* L. und der nächstsverwandten Gattungen. *Z. wiss. Zool.*, **135** : 163-213.

FREITAG, R., 1972. — Female genitalia of the north american species of the *Cicindela maritima* group. *Can. Ent.*, **104** : 1277-1306.

GANGLBAUER, L., 1892. — *Die Käfer von Mitteleuropa. Volume 1, Familienreihe Carabidae.* Vienne : Carl Gerolds Sohn, 557 pp.

GOUJET, D., & MATILE, L., 1978. — *Systématique cladistique. Quelques textes fondamentaux. Entretiens du Muséum, Paris 1978.* Paris : Publication du Muséum national d'Histoire naturelle, 106 pp.

GOUJET, D., MATILE, L., JANVIER, PH., & HUGOT, J.-P., 1988. — Systématique cladistique. Quelques textes fondamentaux. Glossaire. Deuxième édition. *Biosystema, Paris* (Société française de Systématique éd.), **2** : 1-195.

GOULD, S.J., 1977. — *Ontogeny and phylogeny*. Cambridge : Harvard University Press, 501 pp.

GRIFFITHS, G.C.D., 1972. — *The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha, with special references to the male postabdomen*. The Hague : Dr W. Junk N.V., 340 pp.

GUSTAFSON, J.R., 1950. — The origin and evolution of the genitalia of the Insecta. *Microent.*, **15** : 35-67.

HABU, A., 1978. — *Fauna japonica. Carabidae : Platynini (Insecta : Coleoptera)*. Keigaku publishing Co, Tokyo, 447 pp., 26 pls.

HABU, A., 1984. — Revised and supplementary notes and descriptions of the Truncatipennes Group of Japan (IV). *Ent. Rev. Japan*, **34** : 101-139.

HANNEMANN, H.J., 1957. — Die männlichen Terminalia von *Micropteryx calthella* L. (Lep. Micropterygidae). *Dt. ent. Z.*, n.F., **4** : 209-222.

HATCH, M.H., 1953. — The Beetles of the Pacific Northwest. I. Introduction and Adephaga. *Publ. Biol. Univ. Washington*, **16** : 340 pp.

HEBERDEY, R.F., 1928. — Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des männlichen Geschlechtsapparates der Coleopteren. *Z. Morph. Ökol. Tiere*, **10** : 533-575.

HEBERDEY, R.F., 1931. — Zur Entwicklungsgeschichte vergleichende Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsausführwege der Insekten. *Z. Morph. Ök. Tiere*, **22** : 416-586.

HENNIG, W., 1950. — *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Berlin : Deutscher Zentralverlag, 370 pp.

HENNIG, W., 1957. — Systematik und Phylogenese. *Ber. Hundertj. dt. ent. Ges.*, **71** (1956) : 50-71.

HENNIG, W., 1965. — Phylogenetic Systematics. *Ann. Rev. Entom.*, **10** : 97-116.

HENNIG, W., 1966. — *Phylogenetic systematics*. Urbana, Chicago, London : Univ. Illinois Press, 263 pp.

HENNIG, W., 1973. — Ordnung Diptera (Zweiflüger). *Kukenthal Handb. Zool., Berlin*, **4** (2), 2/31 : 1-337.

HENNIG, W., 1981. — *Insect Phylogeny*. J. Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, 514 pp.

Source : MNHN, Paris

HEYMONS, R., 1896a. — Ueber die abdominalen Körperanhänge der Insekten. *Biol. Zbl.*, **16** : 855-864.

HEYMONS, R., 1896b. — Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten. *Morph. Jahrb.*, **24** : 178-204.

HEYMONS, R., 1897. — Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*. *Z. wiss. Zool.*, **62** : 583-631.

HEYMONS, 1899. — Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten. *Nov. Acta, Abh. Kaiserl. Leop. Carol. dt. Akad. Naturf.*, **74** : 349-456.

HIEKE, F., 1966. — Vergleichende funktionnelle Anatomie der Abdominalmuskulatur einiger männlicher Coleopteren unter besonderer Berücksichtigung des Genitalcomplexes. *Dt. ent. Z.*, n.F., **13** : 1-168.

HLAVAC, T.F., 1975. — The prothorax of Coleoptera (except Bostrichiformia-Cucujiformia). *Bull. Mus. comp. Zool., Harvard*, **147** : 137-183.

HOLDHAUS, K., 1912. — Monographie der paläarktischen Arten der Coleopteren- Gattung *Microlestes*. *Denkschr. Akad. Wiss. Math. natw. Kl., Wien*, **88** : 477-540.

HORN, G.H., 1881. — On the genera of Carabidae with special reference to the fauna of Boreal America. *Trans. amer. ent. Soc.*, **9** : 91-196.

IABLOKOFF-KHNZORIAN, S.M., 1974. — Remarques sur les genitalia femelles des Coléoptères et leurs armures. *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **10** : 467-486.

IUGA, V.G., & ROSCA, A., 1966. — Morphologie du sommet abdominal des Caraboides comparé à celui des Coléoptères avec ovipositeur. *Trav. Mus. Hist. nat. Bucaresti*, **6** : 171-226.

JEANNEL, R., 1926. — Monographie des Trechinae (1ère livraison). *Abeille, Paris*, **32** : 221-550.

JEANNEL, R., 1941, 1942. — Coléoptères Carabiques, I, II. *Faune Fr.*, **39-40** : 1173 pp.

JEANNEL, R., 1946, 1948, 1949. — Coléoptères Carabiques de la Région Malgache, I, II, III. *Faune Emp. fr.*, **6**, **10**, **11** : 1146 pp.

JEANNEL, R., 1949. — Ordre des Coléoptères, pp. 771-891. *In* : P.P. Grassé (éd.), *Traité de Zoologie*, vol. **9**. Paris : Masson.

JEANNEL, R., 1955. — *L'édéage. Initiation aux recherches sur la systématique des Coléoptères*. Paris : Editions du Muséum, 155 pp.

JEANNEL, R., 1965. — La genèse du peuplement des milieux souterrains. *Revue Ecol. Biol. Sol*, **2** : 1-22.

JEANNEL, R., & PAULIAN R., 1944. — Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. *Revue fr. Ent.*, **11** : 65-110.

JOHNS, P.M., 1974. — Arthropoda of the Subantarctic Islands of New Zealand (I). *J. r. Soc. New Zealand*, **4** : 283-302.

KANEHISA, K., & MURASE, M., 1977. — Comparative study of the pygidial defensive systems of Carabid Beetles. *Appl. ent. Zool.*, **12** : 225-235.

KAVANAUGH, D.H., & ERWIN, T.L., 1991. — The tribe Cicindini Bänninger (Coleoptera : Carabidae) : comparative morphology, classification ; natural history, and evolution. *Proc. ent. Soc. Washington*, **93** : 356-389.

KERSCHNER, T., 1913. — Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Copulationsapparates von *Tenebrio molitor*. *Zool. Jahrb. Anat.*, **36** : 337-376.

KERSHAW, J.C., & MUIR, F., 1922. — The genitalia of Auchenorhynchus Homoptera. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **16** : 201-212.

KRISTENSEN, N.P., 1981. — Phylogeny of Insects Orders. *Ann. Rev. Ent.*, **26** : 135-157.

Source : MNHN, Paris

KRISTENSEN, N.P., 1984. — The male genitalia of *Agathiphaga* (Lepidoptera, Agathiphagidae) and the lepidopteran ground plan. *Ent. Scand.*, **15** : 151-178.

KRISTENSEN, N.P., 1984. — Skeletonmuscular anatomy of the male genitalia of *Epimartyria* (Lepidoptera : Micropterigidae). *Ent. Scand.*, **15** : 97-112.

KRISTENSEN, N.P., & NIELSEN, E.S., 1979. — A new subfamily of Micropterigid Moths from South America. A contribution to the morphology and phylogeny of the Micropterigidae, with a generic catalogue of the family (Lepidoptera : Zeugloptera). *Steenstrupia*, **5** : 69-147.

KRYZHANOVSKIJ, O.L., 1976. — An attempt of revised classification of the family Carabidae. *Review Ent. USSR*, **55** : 80-91.

KRYZHANOVSKIJ, O.L., 1983. — Coléoptères, Tome I, n° 2. Sous-ordre des Adephaga ; Familles des Rhysodidae, Trachypachydae, Carabidae (Introduction). *Faune de l'URSS*, **128** : 341 pp. Léningrad : Akademia Naouk SSSR éd. [en russe].

LACORDAIRE, T., 1854. — *Histoire Naturelle des Insectes, genera des Coléoptères*. Volume 1. Cicindélètes, Palpicornes. Paris : Librairie Encyclopédique Roret, x + 486 pp.

LATREILLE, P.A., 1802. — *Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes*. Volume 3. Paris : Dufart, xii + 467 pp.

LATREILLE, P.A., 1806. — *Genera Crustaceorum et Insectorum*. Tome I. Paris : Amand Koenig, xviii + 302 pp.

LECORDIER, CH., 1977. — Les Siagoninae d'Afrique Noire (Col. Carabidae). 1ère partie. *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **13** : 625-638.

LECORDIER, CH., 1980. — Les Siagoninae d'Afrique Noire (Col. Carabidae). (5ème partie). *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **16** : 75-90.

LENG, C., 1920. — Catalogue of the Coleoptera of America, North of Mexico. Mount Vernon N.Y., John D. Sherman Jr., ix + 470 pp.

LIEBHERR, J.K., 1986. — Cladistic analysis of North american Platynini and revision of the *Agonum extensicolle* species group (Coleoptera : Carabidae). *Univ. California Publ., Entomology*, **106** : 1-198.

LINDROTH, C.H., 1957. — The principal terms used for male and female genitalia in Coleoptera. *Opusc. Ent.*, **22** : 241-256.

LINDROTH, C.H., 1961-1969. — The ground-Beetles (Carabidae) of Canada and Alaska. 1-6. *Opusc. Ent., Suppl.*, **20**, **24**, **29**, **33**, **34**, **35** : xlviii + 1192 pp.

MCALPINE, J.F., 1981. — Morphology and Terminology — Adults. *In* : McAlpine J.F., Peterson B.V., Shevell G.E., Teskey H.J., Vockeroth J.R., Wood D.M., *Manual of Nearctic Diptera. Volume 1*. Research Branch Agriculture Canada. Monogr. n° **27** : vi + 674 pp.

MAGIS, N., 1968. — Morphologie comparée de l'abdomen du mâle des Cantharidae Silini. *Natur. can.*, **95** : 1041-1053.

MANTON, S.M., 1969. — Introduction to classification of Arthropoda. pp. 2-14. *In* : Moore R.C., *Treatise in Invertebrate Paleontology. Part R., Arthropoda 4*. University of Kansas : xxxvi + 398 pp.

MARES, J.T., & ROBINSON, W.H., 1986. — Structure of the Ovipositor of *Hylotrupes bajulus* (Coleoptera Cerambycidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, **79** : 344-349.

MATEU, J., 1963. — Monographie des *Microlestes* Schmidt-Goebel d'Afrique (Coleoptera Carabidae Lebiinae). *Annls Mus. r. Afr. centr.*, **121** : 1-149.

MATEU, J., 1982a. — Le genre *Negrea* Mateu et sa distribution néotropicale (Coleoptera Carabidae Lebiinae). *Annls Soc. ent. Fr.*, n.s., **18** : 89-105.

MATEU, J., 1982b. — Contribution à la connaissance du genre *Metadromius* Bedel (Coleoptera Carabidae). *Arch. Sci. Genève*, **35** : 65-73.

Source : MNHN, Paris

MATILE, L., 1986. — *Recherches sur la Systématique et l'Evolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea)*. Thèse doctorat Mus. natn. Hist. nat., Paris, et Univ. Paris VI, (12) + xxxi + 913 pp.

MATILE, L., 1990. — Recherches sur la systématique et l'évolution des Keroplatidae (Diptera, Mycetophiloidea). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Zool.*, **148** : 682 pp.

MATILE, L., TASSY, P., & GOUJET, D., 1987. — Introduction à la systématique zoologique (Concepts, Principes, Méthodes). *Biosystema*, **1**. Paris : Société française de Systématique éd., 125 pp.

MATSUDA, R., 1957. — Comparative morphology of the abdomen of a Machilid and a Raphidiid. *Trans. amer. ent. Soc.*, **83** : 39-63.

MATSUDA, R., 1958. — On the origin of the external genitalia of Insects. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **51** : 84-94.

MATSUDA, R., 1976. — *Morphology and evolution of the Insect abdomen*. Oxford : Pergamon Press, viii + 523 pp.

MAYR, E., 1974. — Cladistic analysis or cladistic classification ? *Z. zool. Syst. Evol.* -Forsch., **12** : 94-128.

MAYR, E., 1986. — La systématique évolutionniste et les quatre étapes du processus de classification. *In* : P. Tassy (coord.), *L'ordre et la diversité du vivant*. Paris : Fayard éd., 289 pp.

MEHTA, D.R., 1933. — On the development of the male genitalia and the efferent genital ducts in Lepidoptera. *Quart. J. micr. Sci.*, n.s., **76** : 35-61.

METCALFE, M.E., 1932. — The structure and development of the reproductive organs in the Coleoptera with notes on its homologies. *Quart. Journ. Micr. J.*, **75** : 49-129.

METCALFE, M.E., 1932. — Notes on the structure and development of the reproductive organs in *Philaenus spumarius* L. *Quart. Journ. Micr. J.*, **75** : 467-481.

MICHENER, C.D., 1944. — A comparative study of the appendages of the eighth and ninth segments of insects. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **37** : 336-355.

MICKOLEIT, G., 1973. — Ueber Ovipositor der Neuropteroidea und Coleoptera und seine phylogenetische Bedeutung. *Z. Morph. Tiere*, **74** : 37-64.

MICKOLEIT, G., 1975. — Die Genital- und Postgenital Segmente der Mecoptera-Weibchen. I. Das Exoskelet. *Z. Morph. Tiere*, **80** : 97-135.

MINET, J., & BOURGOIN, TH., 1986. — Phylogénie et classification des Hexapodes (Arthropoda). *Cah. Liaison O.P.I.E.*, **20** : 23-28.

MOORE, B.P., 1963. — Studies on australian Carabidae (Coleoptera) 3. The Psydrinae. *Trans. r. ent. Soc. London*, **115** : 277-290.

MOORE, B.P., 1964. — Australian larval Carabidae of the subfamilies Broscinae, Psydrinae and Pseudomorphinae. *Pacif. Insects*, **6** : 242-246.

MOORE, B.P., 1979. — Chemical defense in Carabids and its bearing on phylogeny, pp. 193-203. *In* : T.L. Erwin *et al.*, *Carabids Beetles : their Evolution, Natural History, and Classification*. The Hague, Boston, London : W. Junk, x + 635 pp.

MOORE, B.P., & BROWN, W.V., 1979. — Chemical composition of the defensive secretion in *Dyschirius* Bonelli and its taxonomic significance. *J. austr. ent. Soc.*, **18** : 123-125.

MOORE, B.P., & WALLBANK, B.E., 1968. — Chemical composition of the defensive secretion in Carabid Beetles and its importance as a taxonomic character. *Proc. r. ent. Soc. London* (B), **37** : 62-72.

MUIR, F., 1915. — Notes on the ontogeny of the genital tubes in Coleoptera. *Psyche*, **22** : 147-152.

Source : MNHN, Paris

MUIR, F., 1918. — Notes on the ontogeny and morphology of the male genital tube in Coleoptera. *Trans. ent. Soc. London*, **1918** : 223-229 + 1 pl.

NAGATOMI, A., 1982. — Ninth sternum and genital fork in female Nematocera and Orthorrhaphous Brachycera (Diptera). *Kontyû, Tokyo*, **50** : 95-96.

NEL, R.I., 1930. — Studies on the development of the genitalia and the genital ducts in insects. I. Female of Orthoptera and Dermaptera. *Quart. J. micr. Sci.*, **73** : 25-85.

NELSON, G.L., 1971. — Paraphyly and polyphyly : redefinitions. *Syst. zool.*, **20** : 471-472.

NICHOLS, S.W., 1985. — *Omophron* and the origin of Hydradephaga (Insecta : Coleoptera : Adephaga). *Proc. Acad. nat. Sci. Phil.*, **173** : 182-201.

NICHOLS, S.W., 1989. — *The Torre-Bueno glossary of Entomology. Revised Edition of a Glossary of Entomology by J.R. de la Torre-Bueno including supplement A by George S. Tulloch.* R.T. Schuh (ed.), New York : New York entomological Society, 840 pp.

NOONAN, G.R., 1973. — The Anisodactylines (Insecta : Coleoptera : Carabidae : Harpalini) : classification, evolution, and zoogeography. *Quaest. ent.*, **9** : 266-480.

OGUETA, E., 1967. — Las especies argentinas de la subfamilia Pseudomorphinae G. Horn, 1881. *Acta zool. Lilloana*, **23** : 217-232.

QADRI, M.A.H., 1940. — On the development of the genitalia and their ducts of orthopteroid insects. *Trans. r. ent. Soc. London*, 90 : 121-75 + 1 pl.

REGENFUSS, H., 1975. — Die Antennen-Putzeinrichtung der Adephaga (Coleoptera), parallele evolutive Vervollkommung einer komplexen Struktur. *Z. Zool. Syst. Evolutionforsch.*, **13** : 278-299.

REICHARDT, H., 1977. — A synopsis of the genera of neotropical Carabidae (Insecta : Coleoptera). *Quaest. ent.*, **13** : 346-493.

ROUGHLEY, R.E., 1981. — Trachypachidae and Hydradephaga (Coleoptera) : a monophyletic unit ? *Pan-Pacific Ent.*, **57** : 273-285.

ROUSSET, A., 1973. — Squelette et musculature des régions génitales et postgénitales de la femelle de *Thermobia domestica* (Packard). Comparaison avec la région génitale de *Nicoletia* sp. (Insecta : Apterygota : Lepismatida). *Ins. Morph. Embryol.*, **2** : 55-80.

RUHNAU, S., 1986. — Phylogenetic relations within the Hydradephaga (Coleoptera) using larval and pupal characters. *Entomologica basil.*, **11** : 231-271.

SAETHER, O.A., 1977. — Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera — Morphology, phylogenies, keys. *Bull. Fish. Res. Can.*, **197** : viii + 209 pp.

SCHAUM, H., 1856-1860. — Cicindelidae und Carabidae. *In* W.F. Erichson, *Naturgeschichte der Insekten Deutschlands*, Band I. Berlin : vi + 791 pp.

SCHILDKNECHT, H., 1970. — Die Wehrchemie von Land- und Wasserkäfern. *Angew. Chem.*, **82** : 17-25.

SCHNEIDER, D., 1964. — Insect antennae. *Ann. Rev. Ent.*, **9** : 103-122.

SCHULER, L., 1960. — Les spermathèques dans la tribu des Bembidiini Jeannel. *Revue fr. Ent.*, **27** : 24-48.

SCHULER, L., 1962. — La spermathèque des *Chlaenius* de France. *Entomologiste, Paris*, **18** : 77-86.

SCHULER, L., 1963. — La spermathèque chez les Harpalidae et les Pterostichitae de France. *Revue fr. Ent.*, **30** : 81-103.

SCHULER, L., 1963. — Les organes génitaux femelles chez les Pterostichidae de France. Les tribus Anchomenini et Sphodrini (suite). Le cas des Patrobidae. *Bull. Soc. ent. Fr.*, **68** : 13-26.

SCHULER, L., 1971. — Les Lebiomorphi de France. *Bull. Soc. ent. Mulhouse*, **1971** : 87-94.

Source : MNHN, Paris

SCHULER, L., 1973. — Une nouvelle classification des Harpalidae. *Bull. Soc. ent. Mulhouse*, **1973** : 1-8.

SCHULER, L., 1974. — Nécessité de l'étude de l'ovipositeur chez les Coléoptères Carabiques de France. *Nouv. Revue Ent.*, **4** : 185-195.

SCUDDER, G.G.E., 1957. — Reinterpretation of some basal structures in the insect ovipositor. *Nature*, **180** : 340-341.

SCUDDER, G.G.E., 1957. — The ovipositor of the Thysanura and its interpretation in the higher insect orders. *Proc. r. ent. Soc. London*, Ser. C, **22** : 47-48 + p. 58.

SCUDDER, G.G.E., 1961. — The functional morphology and interpretation of the Insect ovipositor. *Canad. Ent.*, **93** : 267-272.

SÉGUY, E., 1967. — *Dictionnaire des termes techniques d'entomologie élémentaire.* Paris : Paul Lechevalier éd., 465 pp.

SHAROV, A.G., 1966. — *Basic arthropodan stock with special reference to Insects.* Oxford : Pergamon Press, xii + 271 pp.

SHARP, D., & MUIR, F., 1912. — The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Trans. ent. Soc. London*, **60** : 477-642.

SINGH PRUTHI, H., 1924. — On the post-embryonic development and homologies of the male genital organs of *Tenebrio molitor* (Coleoptera) with remarks on the comparison of the latter organs in the two sexes. *Proc. zool. Soc. London*, **46** : 869-883, + 1 pl.

SLOANE, T.G., 1923. — The classification of the family Carabidae. *Trans. ent. Soc. London*, **1-2** : 234-250.

SMITH, E.L., 1969. — Evolutionary morphology of the external insect genitalia : 1. Origins and relationships to other appendages. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **62** : 1051-1079.

SNODGRASS, R.E., 1931. — Morphology of the Insect abdomen. Part I. General structure of the abdomen and its appendages. *Smiths. Miscell. Coll.*, **85** : 1-128.

SNODGRASS, R.E., 1933. — Morphology of the Insect abdomen. Part II. The genital ducts and the ovipositor. *Smiths. Miscell. Coll.*, **89** : 1-148.

SNODGRASS, R.E., 1935. — *Principles of insect morphology.* New York, London : Mc Graw Hill, ix + 667 pp.

SNODGRASS, R.E., 1936. — Morphology of the Insect abdomen. Part III. The male genitalia. *Smiths. Miscell. Coll.*, **95** : 1-96.

SNODGRASS, R.E., 1957. — A revised interpretation of the external reproductive organs of male insects. *Smiths. Miscell. Coll.*, **135** : 1-60.

SRIVASTAVA, U.S., 1956. — On the post-embryonic development of the female reproductive organs of *Tribolium castaneum* Herbst (Coleoptera : Tenebrionidae). *Beitr. Ent.*, **6** : 274-284.

STORK, N.E., 1985. — *Dhanya*, a South-east Asian genus of Ozaenine ground beetles. *J. nat. Hist.*, **19** : 1113-1138.

STORK, N.E., 1988. — Insect diversity : facts, fiction and speculation. *Biol. J. linn. Soc.*, **35** : 321-337.

STØRMER, L., 1959. — Arthropoda. General features. *In* : Moore R.C. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part o. Arthropoda I.* University of Kansas Press, xix + 560 pp.

STYS, P., 1959. — Reinterpretation of the theory on the origin of the pterygote ovipositor and notes on the terminology of the female ectodermal genitalia of insects. *Acta Univ. Carolinae (Biol.)*, **1** : 75-85.

TANNER, V.M., 1927. — A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera. *Trans. amer. ent. Soc.*, **53** : 5-50.

Source : MNHN, Paris

THOMSON, C.G., 1859. — *Skandinaviens Coleoptera, synopskit bearbetade*. I. Tom. Lund : Berlinska Boktryckeriet, 304 pp.

TJEDER, B., 1954. — Genital structures and terminology in the order Neuroptera. *Ent. Med.*, **27** : 20-40.

TSCHINKEL, W.R., & DOYEN, J.T., 1980. — Comparative anatomy of the defensive glands, ovipositors and female genital tubes of Tenebrionid Beetles (Coleoptera). *Int. J. Insect Morph. Embryol.*, **9** : 321-368.

TUXEN, S.L., 1970. — *Taxonomist's glossary of genitalia in Insects (2nd edition)*. Copenhague : Munkgaard, 359 pp.

ULRICH, H., 1991. — Two new genera of parathalassiine-like flies from South Africa (Diptera, Empidoidea). *Bonn. zool. Beitr.*, **42** : 187-216.

VANDEL, A., 1949. — Embranchement des Arthropodes. Généralités, composition de l'embranchement, pp. 79-158. *In* : P.P. Grassé (coord.), *Traité de Zoologie*. Paris : Masson, vol. **6**.

VERHOEFF, C., 1893. — Vergleichende Untersuchungen über die Abdominalsegmente der weiblichen Hemiptera- Heteroptera und Homoptera. Ein Beitrag zur Kenntnis der Phylogenie derselben. *Verhandl. Naturh. Ver. Preuss. Rheinland*, **50** : 307-374.

VERHOEFF, C., 1897. — Bemerkungen über abdominale Körperanhänge bei Insekten und Myriopoden. *Zool. Anz.*, **20** : 293-300.

VERHOEFF, C., 1898. — Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriopoden. *Zool. Anz.*, **21** : 32-39.

VERHOEFF, C., 1902. — Zur vergleichenden Morphologie der Coxalorgane und Genitalanhänge der Tracheaten. *Zool. Anz.*, 26 : 60-77.

VERHOEFF, C., 1918. — Zur vergleichenden Morphologie des Abdomens der Coleopteren. *Z. wiss. Zool.*, **117** : 130-204.

VERMA, K.K., 1969. — Functional and developmental anatomy of the reproductive organs in the male of *Galerucella birmanica* Jac. (Coleoptera, Phytophaga : Chrysomelidae). *Annls Sci. nat., Zool.*, ser. 12, **11** : 139-234.

VERMA, K.K., & KUMAR, D., 1972. — The aedeagus, its musculature, and « retournement » in *Aspidomorpha miliaris* F. (Coleoptera, Phytophaga : Chrysomelidae). *J. nat. Hist.*, **6** : 699-710.

VIDAL SARMIENTO, J.A., 1967. — Determinación a nivél especifico en hembras de *Cylindera* West. *Acta zool. Lilloana*, **23** : 207-216.

VIETTE, P., 1948. — Morphologie des genitalia mâles des Lépidoptères. *Revue fr. Ent.*, **15** : 141-161.

WARD, R.D., 1979. — Metathoracic wing structures as phylogenetic indicators in the Adephaga (Coleoptera). pp. 181-192. *In* : Erwin T.L., G.E. Ball, D.R. Whitehead, A.L. Halpern (ed.). *Carabid Beetles : their evolution, natural history, and classification*. The Hague, W. Junk : x + 635 pp.

WEATHERSON, J., & PERCY, J.E., 1978. — Venoms of Coleoptera. *In* : S. Bettini (ed.), *Arthropod Venoms*. Handbook of experimental Pharmacology, vol. 48. Berlin, Springer : 511-554.

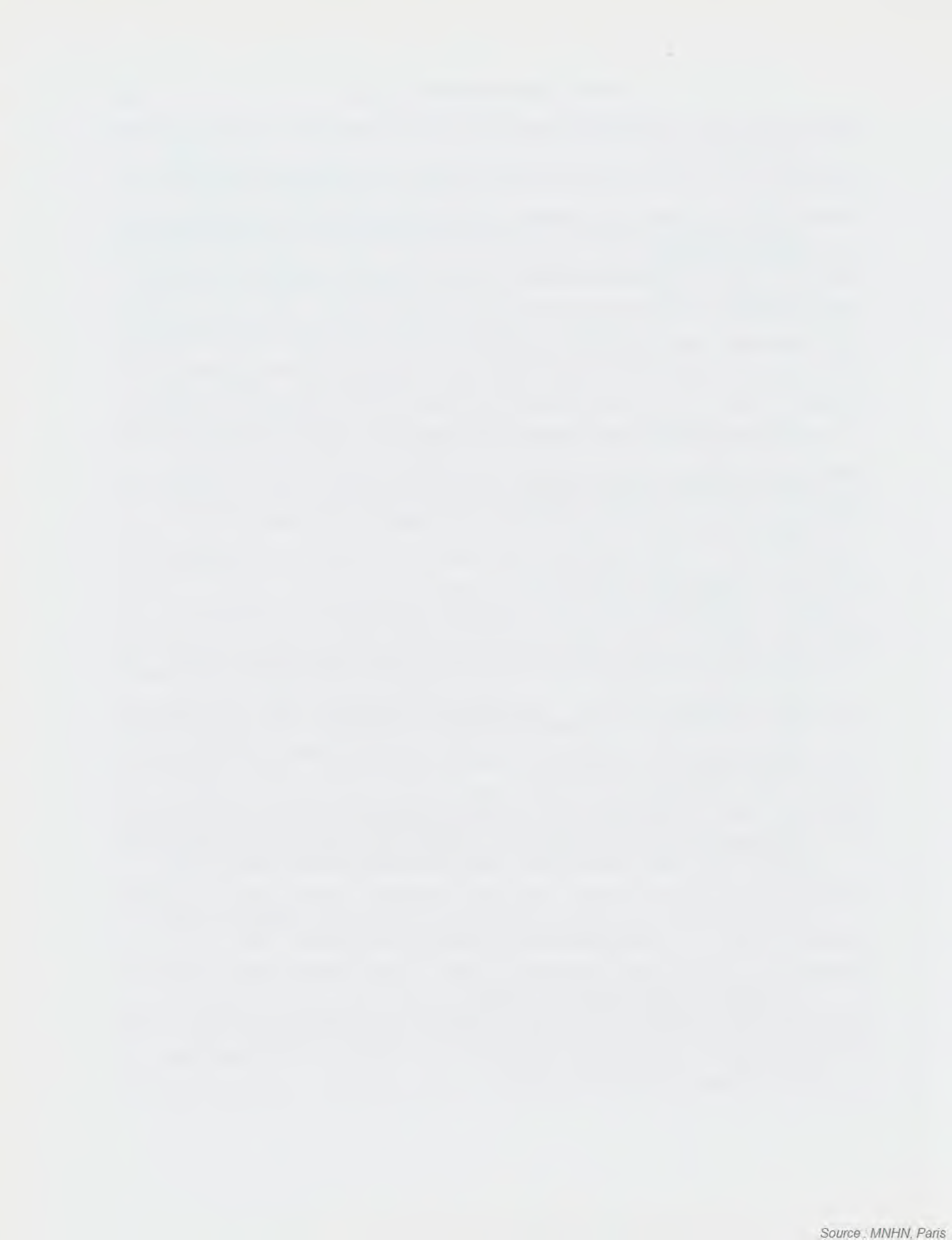
WHEELER, W., 1893. — A contribution to insect embryology. *J. Morph.*, **8** : 1-160.

WILLIAMS, G.J.A., SHIVERS, R.R., & CAVENEY, S., 1984. — Active muscle migration during insect metamorphosis. *Tissue and Cell*, **16** : 411-432.

WOOD, S.L., 1952. — Observations on the homologies of the copulatory apparatus in male Coleoptera. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **45** : 613-617.

ZANDER, E., 1903. — Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Lepidopteren. *Z. wiss. Zool.*, **74** : 557-615.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

INDEX SYSTÉMATIQUE

SYSTEMATIC INDEX

(Les chiffres en gras indiquent la référence principale, ceux en italiques renvoient à une illustration)

(Bold numbers refer to the principal reference, italic numbers refer to illustrations)

A

Abacetus salzmanni, 95
Abax contractus, 43
Acanthoscelis ruficornis, 143, **143**
Acridien, 84
Adephaga, 27, 28, 33, 35, 36, 37, 39, 40, 42, *44*, 45, *46*, 48, 49, 51, 54, 56, 60, 63, 64, 65, 68, 73, 76, 77, 78, 79, 79, 80, 81, 83, 87, 88, 90,91, 92, 93, 98, 100, 159, 160, 161, 163, 164
Afrozaena, 56
Afrozaena guineensis, **111**
Afrozaena lutea, 57, 58, 67, **111**, *114*
Agabetes acuductus, 40, 62
Agra, 48
Agra cancellata, 46
Amarotypus, 132
Amarotypus edwardsi, 133, **133**, 135
Amblytelus curtus, **152**
Amorphomerus, 48
Amorphomerus raffrayi, 45, 46, 95
Amphizoa, 62, 79, 100
Amphizoa insolens, 62, **122**
Amphizoidae, 62, 79, **122**
Annélides, 74
Anthonomus, 53
Anthonomus pomorum, 86, 87
Aploa, 115
Aploa ornata, 116, **118**, *121*
Apotomidae, 44, 47, 77, 78, 94, *144*, **144**, 160
Apotomus, 144
Apotomus chaudoiri, 144, **145**
Aptinomimus, 115
Aptinomimus microrrhabdus, 116, 117, **118**
Aptinus, 42
Aptinus alpinus, **119**, *120*
Arthropodes, 74, 84
Arthropterus brevicollis, **113**, *114*
Atranus collaris, 95

B

Balteifera, 98, 99
Blattodea, 97
Blethisa multipunctata, 57, **135**, *136*
Brachini, 96
Brachinidae, 27, 37, 42, 45, *46*, 60, *61*, 64, 65, *65*, 66, 79, 81, *82*, 93, 96, 97, 98, 99, 100, **115**, *116, 117, 119, 120, 121*, 159, 162, 166
Brachininae, 97
Brachinini, 97, 99
Brachinus, 115
Brachinus crepitans, **116**, *120*
Brachinus janthinipennis, 64
Brachinus tetrastigma, **115**, *119*
Brachypelus, 141
Brachypelus microphthalmus, **141**, *143*
Brachynillus, 99
Broscidae, 27, 44, 47, 59, 78, 94, **153**, *154*, 159
Broscosoma ribbei, 59, **156**
Broscus punctatus, 154, **155**

C

Callistini, 98, 99
Calosoma, 47
Carabidae, 27, 42, *43*, 47, 54, *54, 55, 59*, 77, 78, 79, 80, 82, 87, 88, *89*, 96 103, **105**, *107*, 159, 160
Carabidea, 96
Carabinae, 96, 97
Caraboidea, 96
Carabomorphus alluaudi, **106**, *107*
Carabus, 33, 42, 47, 60, 77, 82, 83, 88, 90, 105
Carabus auronitens, 43, 54, 55, 59, 89, **106**, *107*
Carabus scabrosus, 34
Cascellius gravesi, 154, **156**
Catopidae, 161
Celandia montana, 151, **152**
Cerambycidae, 34
Ceroglossus, 47 105,
Ceroglossus darwini, **106**, *107*
Chlaeniellus, 99
Chlaenius, 42
Chlaenius ranavalanae, 95
Cholevidae, 161
Chrysomelidae, 87
Cicindelidae, 37, 41, 42, 45, 47, 56, 77, 78, 79, 80, 87, 88, 96, **103**, *104*, 105, *105*, 159, 160
Cicindidae, **138**
Clinidium planum, 101, **101**
Clivina, 99
Clivina fossor, **141**, *142*
Clivinini, 99
Coléoptères, 27, 28, 33, 35, 36, 37, 39, 49, 51, 53, 60, 62, 64, 65, 68, 71, 73, 74, 75, *75*, 76, 78, 80, 81, 82, 83, 86, 87, 88, 90, 91, 100, 115, 159, 160, 161, 162, 163, 164, 165, 166
Conchifera, 96, 98
Conjuncti, 97
Crepidogaster, 60, 64, 65, 66, 81

Source : MNHN, Paris

Crepidogaster bimaculata, *82*
Crepidogaster protuberata, 65, *82*, *117*, **121**
Crepidogastrini, 99
Cychrus, 47, 82
Cychrus italicus, **106**, *107*
Cychrus minshanicola, *89*
Cymbionotum, 146, 44, 94
Cymbionotum basale, *147*, *148*, **149**

D

Dermaptères, 48
Dhanya, 68
Dhanya bimaculata, 68
Diachila arctica, *136*, **136**
Diachila polita, *136*, **136**
Dictyoptères, 51
Dineutus, 90
Diptères, 51, 70, 76
Dromica setosula, **103**, *104*
Drypta dentata, *95*
Dryptini, 98
Dytiscidae, 53, 87, *89*
Dytiscide, 62
Dytiscus marginalis, 37

E

Ega longiceps, *95*
Elaphridae, 43, *57*, 77, 78, 79, 96, **135**, *136*, 159, 160
Elaphrii, 96
Elaphrus, 78, 135,
Elaphrus uliginosus, *136*, **136**
Elliptosoma, 137
Emphanes rivularis, *57*
Enceladini, 145
Enceladus, 42
Eneapaussus, 108
Eneapaussus howa, *36*, *38*, *50*, **113**
Epaphiama budhaicus, **158**, *159*
Epaphiama perreaui, **158**, *159*
Ephéméroptères, 48, 86
Eucamaragnathus aterrimus, *139*, **140**
Eunostus perrieri, *95*
Eurydera, 48
Eurydera ornatipennis, *95*
Eurynebria complanata, *43*, **126**
Euryperigona, 48
Euryperigona procera, *95*
Eustra, 68, 70, 73, 74
Eustra lebretoni, 70, *71*, *72*
Eustra troglophila, 70, *72*
Eustrini, 68, 73, 81, 109

G

Galeritiola madecassa, *95*
Galerucella, *87*
Gastroidea, 53
Gastroidea polygoni, 86, 87
Gehringia olympica, *102*, **102**
Gehringiidae, 35, 37, 43, 47, 100, *102*, **102**
Glabricornia, 93
Graphipteridae, 96
Graphipterides, 96
Grylloblatta, 74
Grylloblattides, 51
Grylloblattodea, 74
Gyrinidae, 37, 64, 90, 97

H

Harpalidae, 28, 35, 42, *43*, 44, *44*, *46*, 47, 48, 79, 93, 94, *95*, 97, 98, 99, 100, 115, 156, 162, 166
Harpalidea, 96
Harpaliens, 96
Harpalii, 97
Harpalinae, 96, 97, 98
Harpalinae impilae, 96
Harpalini, 96, 97
Harpalitae, 97
Harpalus, 96, 97
Hémiptères, 49, 51
Heterobathmia, 76, 81
Hétéroptères, 33
Hexagonia bicolor, *95*
Hiletidae, 43, 78, 98, **138**, *139*, 159
Hiletus alluaudi, **140**
Hiletus versutus, *139*, **139**
Holométabole(s), 28, 49, 51, 63, 64, 68, 70, 71, 73, 74, 76, 83
Hydradephaga, 28, 37, 41, 43, *44*, 45, 47, 53, 54, 56, 62, 79, 93, 94, 96, 100, 122, 125, 160, 165
Hydrophilides, 54, 62
Hydroporus, 53, 87
Hydrous triangularis, 54
Hyménoptères, 51, 76
Hyphydrus major, *89*

I

Integripennes, 96
Itamus, 56
Itamus castaneus, **111**
Itamus dentatus, **111**, *114*

L

Lebiini, 79, 98
Leistus nitidus, *128*, **129**
Leistus rufomarginatus, **126**, *128*
Lépidoptères, 49, 59, 76
Lépismides, 51
Limbata, 99
Lissopterus quadrinotatus, 56, **133**, *134*
Loricera, 81, 82, 83, 137
Loricera pilicornis, *89*, *137*, **138**
Loricera wollastoni, **138**
Loriceridae, 43, 56, 79, 81, *89*, *137*, 137
Loxomerus nebrioides, 56, **133**, *134*
Luperca, 90, 145
Luperca goryi, *43*, 81, *89*, *145*, **146**
Lupercini, 145

M

Machilides, 51
Mastax, 60, 65, *65*, 81
Mastax thermarum, *46*
Mécoptères, 59, 60, 76
Mécoptéroïdes, 49, 51
Mecyclothorax ambiguus, *58*, *95*, *151*, **152**
Melaenidae, 44, 79, 94, **146**, *147*, *148*, 159, 160
Melaenus, *44*, *94*, *146*

Source : MNHN, Paris

Melaenus elegans, *148*, **148**
Melanoplus, 84
Melisodera, 149
Melisodera victoriae, *151*, **152**
Metabrachinus, 115
Metabrachinus fasciaticollis, *120*, **120**
Metaglymma rugipenne, **153**, *154*
Metriinae, 66
Metriini, 99
Metrius, 77, 159
Metrius contractus, *38*, *46*, *52*, 77, 108, **109**, 161
Microlestes, 77
Micropterix, 76, 81
Microzaena, *114*
Migadopidae, 43, 77, 79, **132**, *133*, *134*, 135, 159, 160
Migadops latus, *134*, **134**
Miscodera arctica, 59, **156**
Molops, 42
Monolobus testaceus, *134*, **134**
Mormolycinae, 97
Mormolycini, 98
Mycetophiloidea, 76
Mystropomus, 109, 159
Mystropomus subcostatus, *46*, *52*, 110, *111*

N

Nebria alzonai, **126**, *128*
Nebria brevicollis, **126**, *128*
Nebria hellwigi, *126*, **126**
Nebria macrogona, **125**, *126*
Nebriidae, 43, *43*, 77, 79, **125**, *126*, *128*, *129*, *130*, *131*, 135, 159, 160, 165
Nebrioidea, 79
Nématocères, 70, 76
Neocolpodes sambavanus, *95*
Nesarpalus sanctaecrucis, 115
Neuropteroidea, 76
Névroptéroïdes, 49, 51, 54, 62, 73, 83, 108
Nomius, 47, 149
Nomius madagascariensis, **152**
Nomius pygmaeus, **149**, *150*
Notiokasis chaudoiri, 125, *131*, **132**
Notiophilus rufipes, 128, **129**
Notoptères, 74
Nototylidae, 56, 79, 94, **107**, *108*, 144
Nototylus fryi, *108*, **108**, 94

O

Ocys harpaloides, *157*, **158**
Odonates, 51
Omophron, 124
Omophron variegatum, *124*, **124**
Omophronidae, 36, 42, 43, 78, *124*, **124**, 125, 160, 165
Omophronidea, 96
Oodes helopioides, *46*
Oopterus soledadinus, **156**, *157*
Opisthius richardsoni, *129*, **130**
Oreonebria microcephala, **126**
Orthoptère(s), 51, 70, 84
Orthoptéroïdes, 48
Ozaena, *112*
Ozaena brevicornis, **113**
Ozaena lemoulti, **111**, *112*
Ozaenaphaenops, 68, 70, 73, 74, 99
Ozaenaphaenops deharvengi, 68, 81
Ozaenaphaenops leclerci, *3*, 68, *69*, *72*, *89*
Ozaeninae, 63, 66, 68, 109
Ozaenini, 66, 99

P

Pachyteles, 57, *61*, 66, *67*, *110*, *112*, **113**
Pachyteles filiformis, *58*
Pachyteles minuscula, *110*
Pachyteles tuberculifera, 112, **113**
Pachyteles undulatus, 66, *67* , **113**
Pamborus, 47, 105
Pamborus alternans, **106**, *107*
Panageini, 98
Parepaphius suensoni, *159*
Paropisthius davidi, *130*, **130**
Paropisthius indicus, *129*, **130**
Pasimachus, 141
Pasimachus cordicollis, *142*, **142**
Patrobus atrorufus, *157*, **158**
Patrobus flavipes, *95*
Paussidae, 27, 28, *36*, *38*, 43, 45, *46*, *52*, 56, *57*, *58*, 60, *61*, 63, *63*, 65, 66, *67*, 68, *69*, *71*, *72*, 73, 77, 78, 81, *89*, 96, 98, 99, 100, **108**, *110*, *111*, *112*, *114*, 115, 159, 161, 162, 163,167
Pausside, 77
Paussinae, 63, 66, 108, 109
Paussini, 99
Paussus scyphus, **113**, *114*
Peliocypas, 48
Peliocypas insularis, *43*, *46*, *95*
Pelophila borealis, *131*, **132**
Pentagonica, 48
Pentagonica ruficollis, *95*
Percosoma carenoides, **153**, *154*
Pericalini, 98
Pheropsophus fastigiatus, *46*, *61*, **118**, *120*
Pheropsophus goudoti, **118**, *120*
Phrator, 124
Physea tomentosa, *46*, *112*, 113
Platychila pallida, **103**, *104*
Platynus, 42
Platyrrhopalus denticornis, *46*, *63*
Pogonostoma chalybaeum, **104**, *105*
Polyphaga, *40*, 54, 60, 64, 68, 87
Promecognathidae, 27, 43, 56, 79, *140*, **140**
Promecognathus laevissimus, *140*, **141**
Pseudomasoreus, 48
Pseudomasoreus meridionalis, *95*
Pseudomorphidae, 98, 93, 96, 97, 98
Pseudomorphini, 97
Pseudozaena, 56
Pseudozaena obscura, **111**, *114*
Psydridae, 27, 44, *44*, 47, *58*, 77, 78, 79, 94, *95*, 98, **149**, *150*, *151*, 160
Psydrus, 47, 149
Psydrus piceus, **149**, *150*
Pterostichinae, 98
Pterostichus, 42
Ptérygotes, 27, 28, 33, 34, 49, 51, 51, 60, 73, 74, 76, 80, 83, 86, 163

R

Raphidioptères, 63
Rhagium, 53
Rhagium bifasciatum, 87
Rhysodidae, 37, 43, 47, 79, 96, **100**, *101*
Rhytidognathus ovalis, *134*, **135**

Source : MNHN, Paris

S

Scarites buparius, **142**, *143*
Scarites terricola, **142**
Scaritidae, 27, 44, 47, 77, 78, 79, 96, 98, 99, **141**, *142*, *143*
Scaritides, 96
Scaritinae, 97
Scaritini, 96
Scythropasus rogeri, **113**
Siagona, 42, 90, 145
Siagona brunnipes, *145*, **146**
Siagona rufipes, **146**
Siagonidae, 42, *43*, 79, 80, 81, 87, *89*, 90, *145*, **145**, 160
Siagonini, 145
Silpha, *40*
Silphidae, *40*
Silphomorpha colymbetoides, *95*
Simplicimani, 96
Siphonaptères, 76
Sitodrepa, 53
Sitodrepa panicea, 86
Sphaerostylus, 60
Sphaerostylus punctatostriatus, *61*, 66, **111**, *112*
Sphallomorpha colymbetoides, 98
Staphylinidae, 35
Styphlomerus impressifrons, **118**, *119*
Styphlomerus quadrimaculatus, 79, *117*, **118**, *119*
Synechostictus dahli, *46*, *95*
Systolosoma, 122
Systolosoma breve, *58*, *123*, **123**

T

Tenebrio, 53
Tenebrio molitor, 86, 87
Thysanoptères, 51
Thysanoures, 34, 48, 73, 83, 162, 163
Trachypachidae, 41, 43, 56, *58*, 79, 93, **122**, *123*, 125, 160, 165
Trachypachus, 122
Trachypachus inermis, *123*, **123**
Trechiama siamensis, *52*, **158**
Trechidae, 27, 44, *44*, *46*, 47, *52*, *57*, 79, 94, *95*, 100, **156**, *157*, *159*
Trechus latus, *95*
Trichoptères, 59, 76
Tricondyla, 79, 103
Tricondyla aptera, **104**, *105*
Tropidopterus catapileanus, *151*, **153**
Truncatipennes, 96, 98, 99

Z

Zuphium olens, *95*

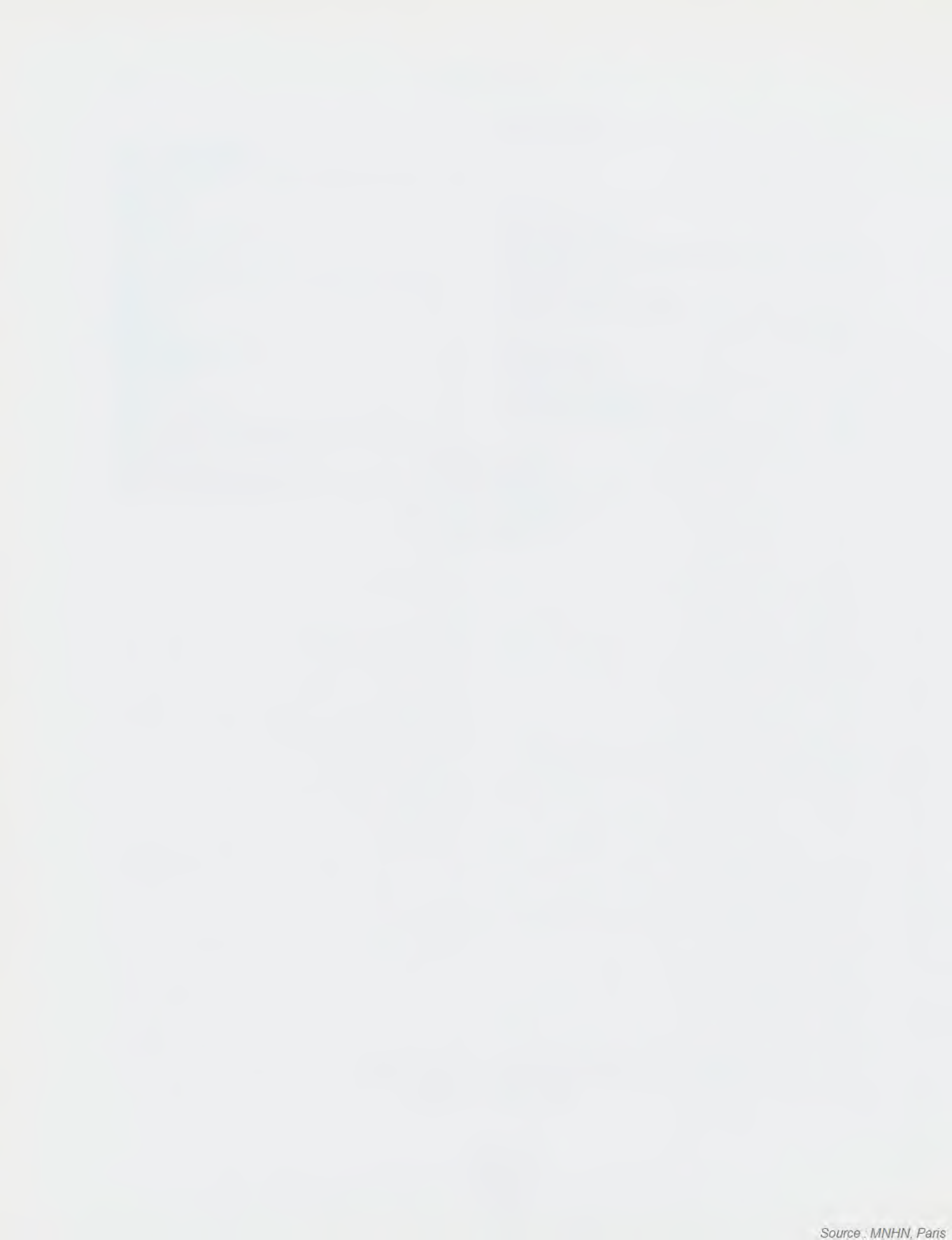
BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN, Paris

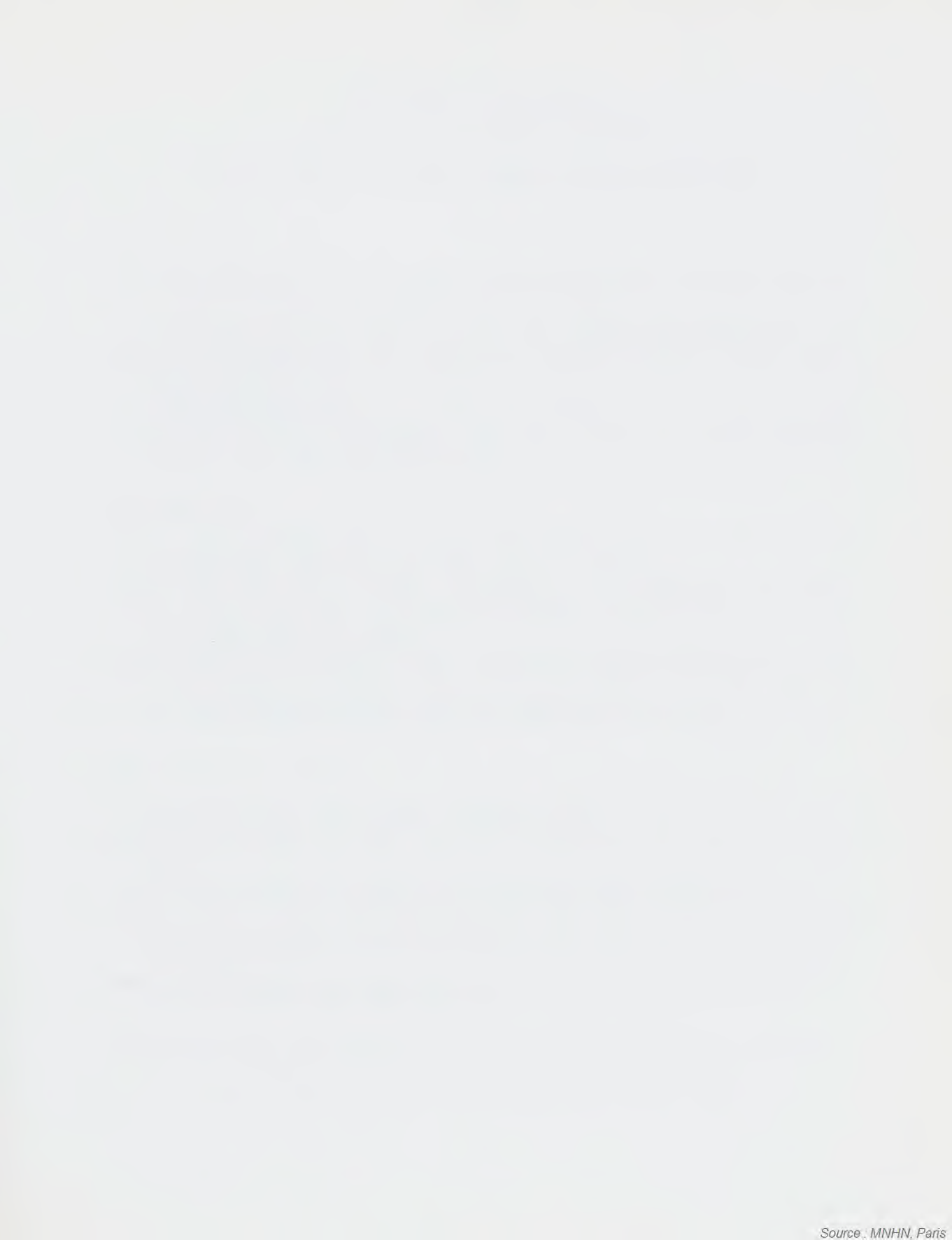
ACHEVÉ D'IMPRIMER
EN MARS 1993
SUR LES PRESSES
DE
L'IMPRIMERIE F. PAILLART
À ABBEVILLE

Date de distribution : 26 mars 1993.
Dépôt légal : mars 1993.
N° d'impression : 8326.

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

DERNIERS TITRES PARUS

RECENTLY PUBLISHED MEMOIRS

A partir de 1993 (Tome 155), les *Mémoires du Muséum* sont publiés sans indication de série.
From 1993 (Volume 155), the Mémoires du Muséum *are published without serial titles.*

SÉRIE A (ZOOLOGIE) :

Tome 154 : Roland HOUART, 1992 — The genus *Chicoreus* and related genera (Gastropoda : Muricidae) in the Indo-West Pacific. 188 pp. (ISBN 2-85653-194-6) 380 FF.

Tome 153 : Helmut ZIBROWIUS & Stephen D. CAIRNS, 1992 — Revision of the northeast Atlantic and Mediterranean Stylasteridae (Cnidaria: Hydrozoa). 136 pp. (ISBN 2-85653-192-X) 190 FF.

Tome 152 : Alain CROSNIER (ed.), 1991 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 9. 520 pp. (ISBN 2-85653-191-1) 650 FF.

Tome 151 : Alain CROSNIER (ed.), 1991 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 8. 466 pp. (ISBN 2-85653-186-5) 600 FF.

Tome 150 : Alain CROSNIER & Philippe BOUCHET (eds.), 1991 — Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Volume 7. 259 pp. (ISBN 2-85653-180-6) 350 FF.

SÉRIE B (BOTANIQUE) :

Tome 32 : Claudine FRIEDBERG, 1990 — Le savoir botanique des Bunaq. Percevoir et classer dans le Haut Lamaknen (Timor, Indonésie). 304 pp. (ISBN 2-85653-177-6) 350 FF.

Tome 31 : Odile PONCY, 1985 — Le genre *Inga* (Légumineuses, Mimosoideae) en Guyane française. Systématique, Morphologie des formes juvéniles, Écologie. 124 pp. (ISBN 2-85653-135-0) 210 FF.

Tome 30 : Lucile ALLORGE, 1985 — Monographie des Apocynacées — Tabernaemontanoïdées américaines. 216 pp. (ISBN 2-85653-132-6) 280 FF.

Tome 29 : Monique KEDDAM-MALPLANCHE, 1985 — Le Pollen et les stomates des Gardéniées (Rubiacées) du Gabon. Morphologie et tendances évolutives. 109 pp. (ISBN 2-85653-131-C-8) 220 FF.

Tome 28 : Marie-France ROQUEBERT, 1981 — Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogenèse chez quelques champignons microscopiques. 79 pp. (ISBN 2-85653-116-4) 130 FF.

SÉRIE C (SCIENCES DE LA TERRE) :

Tome 56 : Jean-Paul SAINT MARTIN, 1990 — Les formations récifales coralliennes du Miocène supérieur d'Algérie et du Maroc. 373 pp. (ISBN 2-85653-170-9) 392 FF.

Tome 55 : Georges BUSSON (ed.), 1988 — Évaporites et hydrocarbures. 144 pp. (ISBN 2-85653-155-5) 180 FF.

Tome 54 : Monette VÉRAN, 1988 — Les éléments accessoires de l'arc hyoïdien des poissons téléostomes (Acanthodiens et Osteichthyens) fossiles et actuels. 114 pp. (ISBN 2-85653-154-7) 150 FF.

Tome 53 : Donald E. RUSSELL, Jean-Pierre SANTORO and Denise SIGOGNEAU-RUSSELL, 1988 — Teeth Revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 462 pp. (ISBN 2-85653-148-2) 625 FF.

Tome 10 : Jacques ROGER, 1962 (Réimpression/Reprint 1988) — BUFFON. Les Époques de la nature. Édition critique. 344 pp. (ISBN 2-85653-160-1) 100 FF.

Prix hors taxe, valides jusqu'à décembre 1993. Frais de port en sus. Vente en France : TVA 2,10 %.

Prices in French Francs are valid until December 1993. Postage not included.

Source : MNHN, Paris

Les Coléoptères Adephaga comprennent les « Carabes » et les « Carabiques », riches de plusieurs dizaines de milliers d'espèces vivant dans toutes les régions du Monde. Cette étude, abondamment illustrée, de l'abdomen de ces insectes s'appuie sur des observations inédites sur la diversité morphologique et l'évolution des genitalia des femelles. Elle conduit à une interprétation nouvelle de l'exosquelette abdominal, qui peut être appliquée à la totalité des Insectes Holométaboles, et vraisemblablement à une grande partie des autres Ptérygotes. L'auteur montre que les territoires sternaux de l'extrémité de l'abdomen participent à l'élaboration de l'appareil génital interne de l'adulte et sont remplacés à l'extérieur par des territoires appendiculaires ou tergaux. Cette interprétation est démontrée en particulier par l'étude d'espèces cavernicoles, récemment découvertes en Thaïlande, dont l'abdomen de structure archaïque rappelle, par néoténie, celui des insectes les plus primitifs.

Thierry DEUVE est Maître de Conférences au Muséum national d'Histoire naturelle. Cet ouvrage est l'aboutissement de plusieurs années de recherches sur les Coléoptères Adephaga, menées sur le terrain — en particulier Chine et Himalaya — et dans les collections des grands instituts et musées du monde entier.

ÉDITIONS
DU MUSÉUM
57,
RUE CUVIER
75005 PARIS
ISBN 2-85653-204-7
ISSN 1243-4442

PRIX : 297 FF TTC (France)
290 FF HT (Étranger)

Source : MNHN, Paris